PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **E. BÜNNING**-TÜBINGEN, **A. ERNST**-ZÜRICH
H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK, **R. HARDER**-GÖTTINGEN
W. SCHUMACHER-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND **OTTO RENNER**

46. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT

MIT 56 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 5. MÄRZ 1956)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1956

Planta (Berl.)

Preis DM 22.—

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland*, *H. Winkler*. Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Otto Renner*, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67*.

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 27901

---

46. Band **Inhaltsverzeichnis** 6. (Schluß-)Heft

Seite

KOWALEWICZ, R., Entwicklungsgeschichtliche Studien an normalen und cruciaten Blüten von Epilobium und Oenothera. Mit 33 Textabbildungen 569

BAUER, L., Über vegetative Sporogonbildung bei einer diploiden Sippe von Georgia pellucida. Mit 4 Textabbildungen 604

BUSSE, M., und O. KANDLER, Über die Wirkungen der β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel von Avenakoleoptilen. Mit 10 Textabbildungen . . . 619

CHROMETZKA, P., Zur Kenntnis der Lage des Gens hel der Oenothera hybrida mut. helix 643

BAUDE, E., Die Embryoentwicklung von Stratiotes aloides L. Mit 9 Textabbildungen 649

Autorenverzeichnis 672

Planta, Bd. 46, S. 569—603 (1956).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

ENTWICKLUNGSGESCHICHTLICHE STUDIEN AN NORMALEN UND CRUCIATEN BLÜTEN VON EPILOBIUM UND OENOTHERA*.

Von

ROSE KOWALEWICZ.

Mit 33 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. September 1955.)

Die Blüte einer cruciaten Rasse von *Oenothera Lamarckiana* ist auf Anregung von H. DE VRIES durch HUS (1903) mit der der typischen Form, auch in histologischer Hinsicht, verglichen und in einer bebilderten Abhandlung[1] dargestellt worden, auf die DE VRIES mehrfach Bezug nimmt (so 1903, S. 596). Von der aus England stammenden cruciaten Varietät des *Epilobium hirsutum* hat OEHLKERS (1935, S. 216, Abb. 14) Umrißzeichnungen der sepaloiden Kronblätter mitgeteilt, STOMPS (1903) hat das makroskopische Bild nur beschrieben. Im folgenden werden normale und cruciate Blüten von *Epilobium hirsutum* und von einigen *Oenothera*-Sippen im fertigen Zustand wie nach ihrer Entwicklungsgeschichte dargestellt.

Die Gestalt der Kelch- und Kronblätter wurde mit einem Vergrößerungsgerät festgehalten, die histologische Beschaffenheit der Phyllome im Lebenden nach Injektion mit Wasser und an Mikrotomschnitten (Paraffin, Hämatoxylin) ermittelt. Die Funktionstüchtigkeit der Spaltöffnungen wurde durch Einlegen der Blätter in 6%ige NaCl-Lösung geprüft, in der bewegliche Stomata sich öffnen. Die Blütenknospen wurden teils unter dem binokularen Mikroskop präpariert und wenn nötig mit Chloralhydrat aufgehellt, teils an 7—10 μ dicken, mit Hämatoxylin gefärbten Paraffinschnitten untersucht. Der Vergleich der normalen mit den cruciaten Blüten erfolgte an Knospen von jeweils gleicher Gesamtlänge (GL), d. h. bei mit Einschluß des unterständigen Fruchtknotens gleicher Größe.

Die verwendeten Materialien stammen aus den Kulturen von Herrn Professor O. RENNER, dem ich für seine stetige Hilfe danke. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft bin ich für finanzielle Unterstützung zu Dank verpflichtet. Herrn Dr. ESENBECK für vielen Rat in technischen Dingen.

A. Epilobium hirsutum.

I. Die fertige normalkronige Blüte.

Die spitzen hellgrünen Kelchblätter (Abb. 1d) stoßen in der Knospe mit derben, durch Papillen verzahnten Rändern klappig aneinander (Abb. 3 links, 4a); nach der Entfaltung der Blüten sind sie mitunter

* Auszug aus dem Hauptteil einer Dissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München.

[1] Den Herren Prof. VAN OYE und Dr. BRACKE in Gent danken wir herzlich für die gütige Überlassung des Bandes des „Jaarboek", Herrn Prof. STOMPS in Amsterdam für die freundliche Vermittlung.

etwas nach innen eingerollt. Wie der Längsschnitt zeigt (Abb. 1e), sind sie am Grund dünn und werden gegen die ziemlich derbe Spitze hin allmählich dicker. Die Außenseite (Abb. 5a) ist dicht mit ziemlich langen, stumpfen, einzelligen Drüsenhaaren, am Mittelnerv mit spitzen, aufwärts gekrümmten Deckhaaren besetzt und trägt zahlreiche Spaltöffnungen; die gewöhnlichen Zellen der Epidermis sind in der Längsrichtung des Sepalum gestreckt, ihre Seitenwände sind gewellt. Die

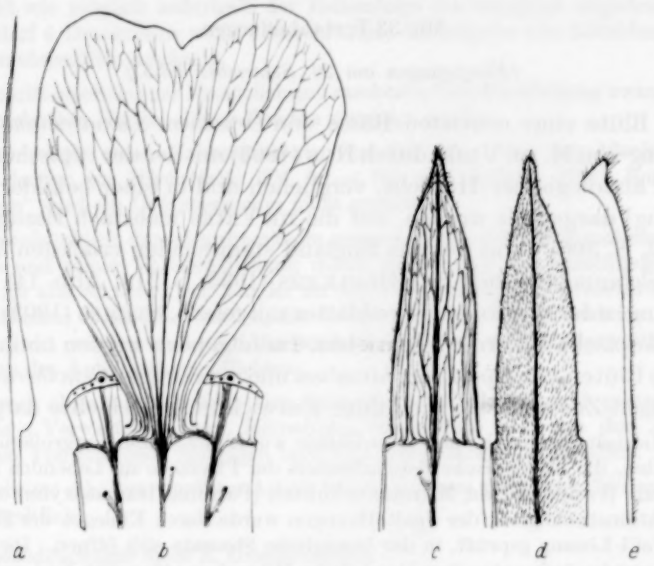


Abb. 1a—e. Epilobium hirsutum normal. a Kronblatt im medianen Längsschnitt, b von der Fläche, c Kelchblatt von innen, d von außen, e im medianen Längsschnitt.

Innenseite der Sepala (Abb. 5b) ist kahl, fast frei von Spaltöffnungen, die Epidermiszellen sind größer als die der Außenseite. Das Mesophyll (Abb. 5c) besteht aus 5—6 Schichten etwas gestreckter Zellen mit kleinen Intercellularen und nicht sehr vielen, großen, hellgrünen Chloroplasten. Zahlreiche lange Raphidenschläuche durchziehen das Parenchym (wie auch in allen anderen Organen). Der Mittelnerv ist beträchtlich stärker als die wenigen ihm parallellaufenden Nerven (Abb. 1c).

Die purpurnen Kronblätter (Abb. 1b) sind verkehrt herzförmig, kurz benagelt, am Scheitel ausgerandet ohne Andeutung eines Spitzchens, dicht über dem Hypanthium am dicksten (Abb. 1a), nach oben immer dünner werdend, an den in der Knospe weit übereinandergreifenden Rändern besonders zart (Abb. 3 links, 4a). Der nicht zur Spitze durchgehende Medianus ist kaum stärker als die fächerförmig angeordneten seitlichen Längsnerven (Abb. 1b). Beide Seiten des Petalum sind ganz kahl, Stomata kommen vereinzelt auf der Außenseite vor. Die

Epidermiszellen (Abb. 6a) sind etwa $^1/_3$ so lang wie die der Kelchblätter, ihre Seitenwände auf beiden Seiten mit zierlichen Leisten besetzt, die Außenwände, besonders die der Innenseite, gewölbt. Das Mesophyll (Abb. 6b) besteht aus langarmigen Zellen mit großen Intercellularen und mit Leukoplasten, die besonders an der Blattbasis viel Stärke enthalten können. Anthocyan findet sich in beiden Epidermen.

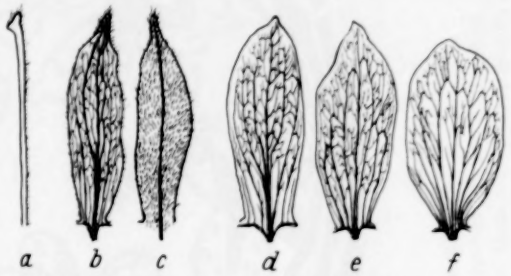


Abb. 2a—f. Epil. hirs. cruciat. Kronblätter a—c von der Ausgangsform (a längs, b von innen, c von außen), d—f von einer abgeleiteten Form.

II. Die fertige cruciate Blüte.

Nach Stomps sollen die Petala der cruciaten Rasse nichts mehr von der Kronblattnatur spüren lassen. Bei genauem Zusehen sind aber doch noch Anklänge an das normale Petalum zu finden. Die sepaloiden Kronblätter (Abb. 2a—c) sind kürzer, schmäler, etwas zarter als die Sepala, mitunter schmal rotrandig, mit kurzer walzenförmiger Spitze versehen, innen kahl, außen drüsig behaart, reich an allerdings teilweise unbeweglichen Stomata, mit zur Spitze durchgehendem starkem Medianus und auch sonst kelchartigem Nervennetz. Ihre Ränder berühren sich nicht, weil sie durch die Kelchstamina auseinandergehalten werden und sich nach innen einschlagen (Abb. 3 rechts, 4b). An der Basis zeigen sie eine leichte Verschmälerung, die dem Nagel des normalen Kronblattes entspricht. Die Epidermiszellen (Abb. 5c, d) haben besonders außen feiner gewellte Seitenwände als an den Sepala, die Zellen des Mesophylls (Abb. 5d) sind kleiner, die Intercellularen verhältnismäßig weit, die

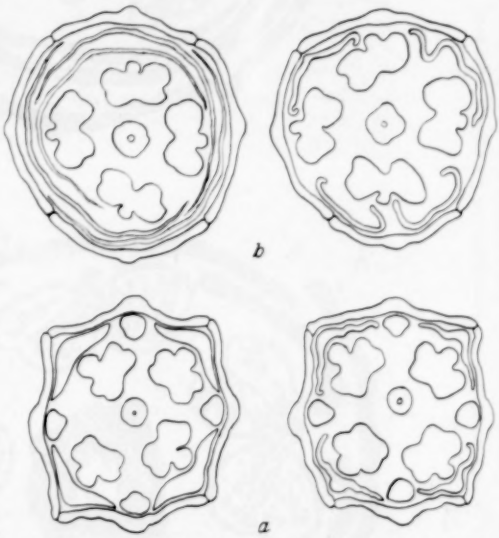
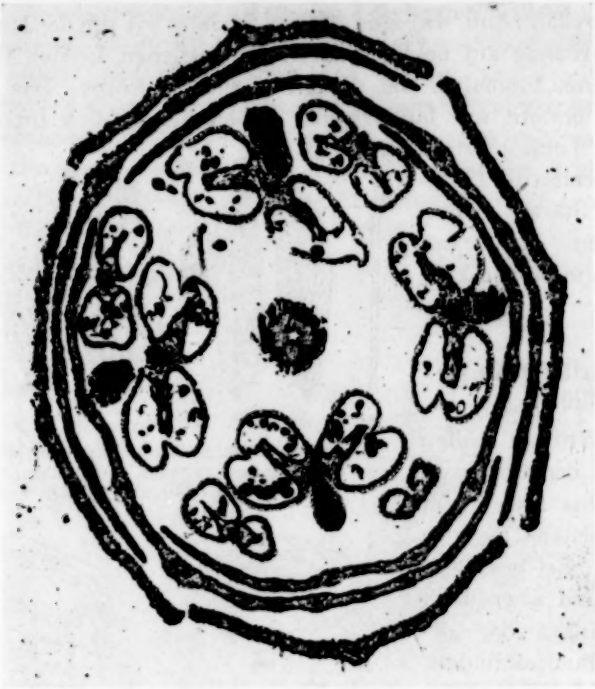


Abb. 3a u. b. Epil. hirs. Querschnitte durch Blütenknospen, links von der normalen, rechts von der cruciaten Form, unteres Paar (a) nahe der Basis geschnitten, oberes (b) in der Mitte.

a



b

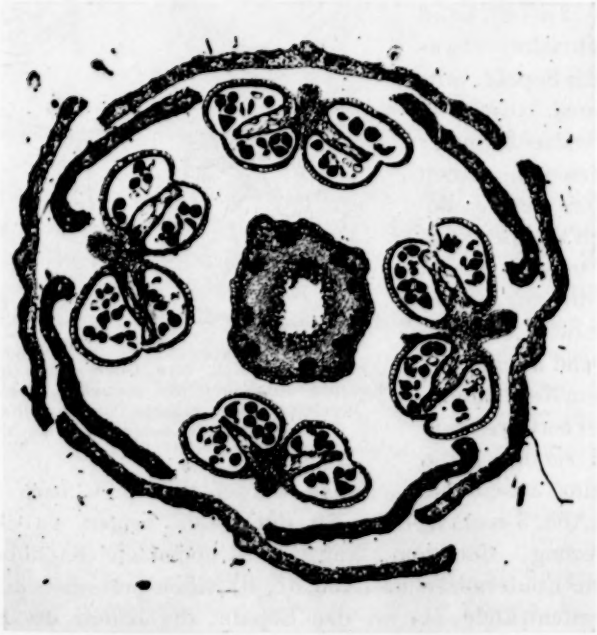


Abb. 4a u. b. Epil. hirs. Querschnitte durch Blütenknospen. a Von der normalen, b von der cruciaten Form. Die Ränder der Kelchblätter haben sich bei der Präparation alle voneinander getrennt, Krone in a nicht regelmäßig rechts-convolutiv.

Chloroplasten weniger zahlreich, kleiner und blasser, was in der hellen Färbung des Blattes zum Ausdruck kommt.

Aus Kreuzungen von *Epilobium hirsutum cruciatum* mit normalkronigem *E. parviflorum* wurden Typen abgespalten, die, wohl infolge

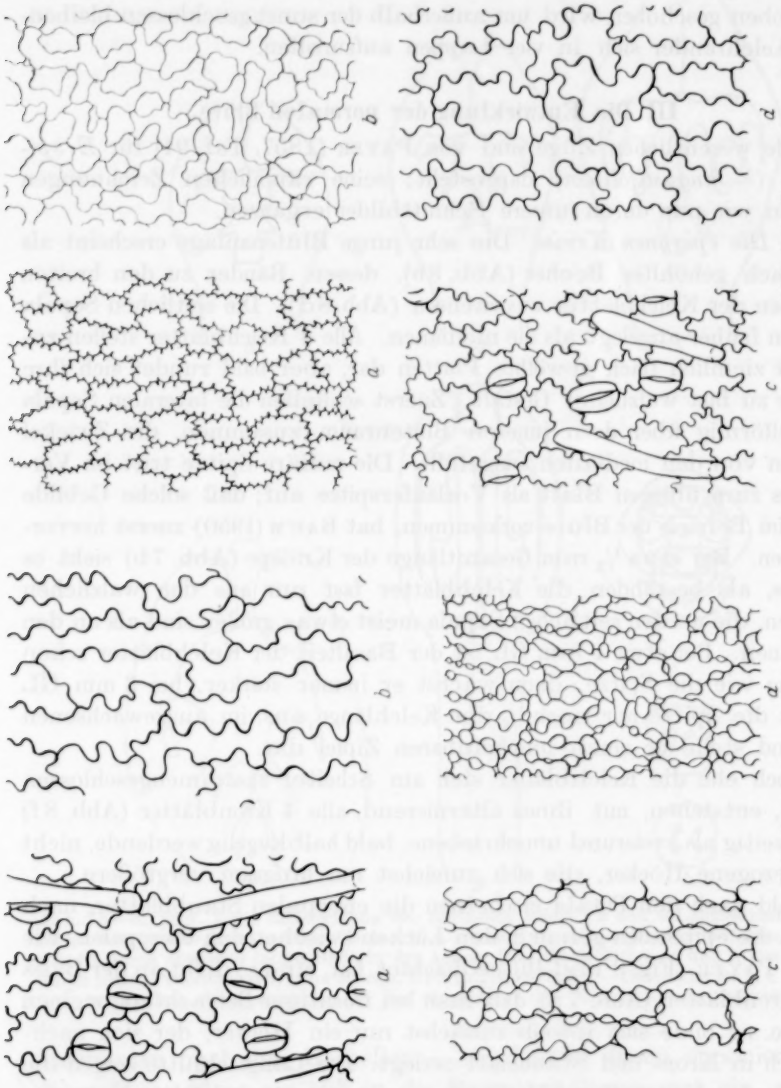


Abb. 6a—d.

Abb. 5a—d.

Abb. 5a—d. Epil. hirs. a—c vom Kelch, d vom sepaloiden Kronblatt; a äußere, b innere Epidermis, c und d Mesophyll.
Abb. 6a—d. Epil. hirs., Kronblatt; a und b vom normalen Kronblatt, a Epidermis (außen und innen gleich), b Mesophyll, c und d vom sepaloiden Kronblatt, c äußere, d innere Epidermis (Mesophyll dazu vgl. Abb. 5d).

besonderer Genkombination, weniger extrem sepaloide Kronblätter besaßen (Abb. 2, d—f) als die Ausgangsform. In allen Stücken war hier die Annäherung an die Charaktere der normalen Petala deutlich, auch im Nervennetz.

Die sepaloiden Kronblätter wären in ihrer Kleinheit und Schwäche nicht imstande, bei der Entfaltung der Blüte die Kelchblätter auseinander zu treiben, aber sie machen auch gar keine Anstalten dazu. Was das Öffnen des Kelchs an der Spitze hervorruft, ist der starke Narbenkopf, der, noch geschlossen, durch den sich streckenden Griffel nach oben geschoben wird, um außerhalb der sonst geschlossen bleibenden Kelchränder sich in vier Lappen aufzurollen.

III. Die Entwicklung der normalen Blüte.

Alle wesentlichen Züge sind von Payer (1857, Taf. 94) für *E. spicatum* (= *angustifolium*) dargestellt; seine räumlichen Zeichnungen können wir nur durch unsere Schnittbilder ergänzen.

a) Die epigynen Kreise. Die sehr junge Blütenanlage erscheint als ein flach gehöhlter Becher (Abb. 8b), dessen Ränder zu den breiten Wülsten der Kelchblätter auswachsen (Abb. 8d). Die seitlichen Sepala werden früher angelegt als die medianen. Alle 4 Kelchblätter stellen zunächst ziemlich flach gewölbte Platten dar, aber bald rundet sich ihre Spitze zu fast walzlicher Gestalt. Zuerst schließen die lateralen Sepala kuppelförmig über dem inneren Blütenraum zusammen, die Zwickel werden von den medianen ausgefüllt. Die radiäre Spitze tritt im Verhältnis zum übrigen Blatt als Vorläuferspitze auf; daß solche Gebilde auch im Bereich der Blüte vorkommen, hat Baum (1950) zuerst hervorgehoben. Bei etwa $^1/_2$ mm Gesamtlänge der Knospe (Abb. 7b) sieht es so aus, als bestänen die Kelchblätter fast nur aus den walzlichen Spitzen, die an den seitlichen Sepala meist etwas größer sind als an den medianen. Bei etwa 1 mm GL ist der Basalteil der Kelchblätter schon so lang wie die Spitze, dann wächst er immer stärker, bei 3 mm GL macht die Spitze nur noch $^1/_6$ der Kelchlänge aus, im ausgewachsenen Zustand stellt sie einen unscheinbaren Zipfel dar.

Noch ehe die Kelchblätter sich am Scheitel zusammengeschlossen haben, entstehen, mit ihnen alternierend, alle 4 Kronblätter (Abb. 8f) gleichzeitig als kreisrund umschriebene, bald halbkugelig werdende, nicht quergezogene Höcker, die sich zunächst nur langsam vergrößern.

Bald nach den Petala erscheinen die episepalen Staubblätter, nach diesen die epipetalen genau in den Lücken zwischen den episepalen, wie schon Payer (Fig. 9 und 10) beobachtet hat, und so dicht an der Basis der Kronblätter (Abb. 7a), daß man bei flüchtiger Betrachtung meinen könnte, es bilde sich jeweils zunächst nur ein Höcker, der sich nachträglich in Kron- und Staubblatt zerlegt. Die Längsschnitte zeigen die Glieder der beiden Staubblattkreise meist in genau gleicher Höhe des Blütenbechers eingefügt, wenn man die untere Begrenzung ins Auge faßt. Ströbl (1925, S. 216) gibt für *E. angustifolium* an, „daß das Kelchstaubblatt kaum höher steht", aber seine Zeichnung (Fig. 42) stellt es eher

tiefer stehend dar. Wir kommen auf diese Verhältnisse noch einmal zurück.

Sehr schnell auf die Ausgliederung der Kronstamina erfolgt die der Fruchtblätter — BARCIANU 1874, S. 16, meint sogar, diese Stamina

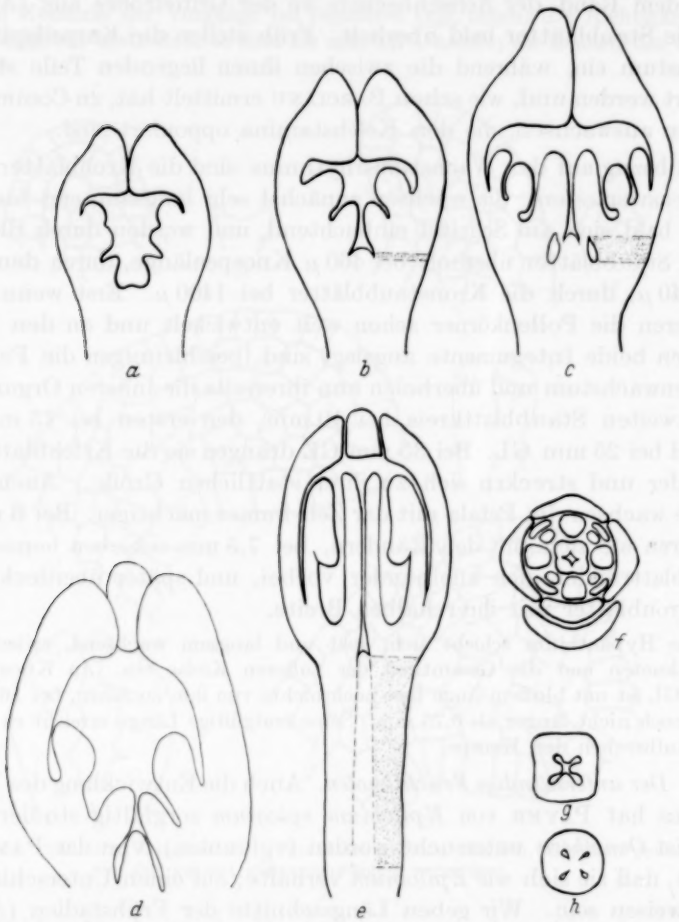


Abb. 7a—h. Epil. hirs., Entwicklung der normalen Blüte. a und c Längsschnitte durch Kronblätter und epipetale Staubblätter, b, d, e durch die episepalen Staubblätter, f Querschnitt durch eine sehr junge Blüte in der Achsel ihres Deckblattes, g und h Querschnitte durch junge Fruchtknoten, g im oberen, h im mittleren Teil. — Getönt ist in b, c und f die interkalare Streckungszone, in der die Fächer des Fruchtknotens entstehen.

entstünden nach den Karpellen —, und zwar diesen opponiert. Auf diese Weise fügen sie sich in die Raumverhältnisse gut ein, weil die episepalen Staubblätter zu dieser Zeit viel größer sind als die epipetalen und weit in den Blütenbecher hineinragen (vgl. dazu SCHUMANN 1889, S. 391). Die Kelchstamina behalten ihren Vorsprung vor den

Kronstaubblättern auf die Dauer, ihr Pollen wird früher reif, und der Längenunterschied beträgt zuletzt etwa die Antherenlänge.

Die Spitzen der Fruchtblätter schließen sich über dem Bechergrund zusammen und die vereint wachsende Basalzone der Karpelle wächst über dem Rand der Achsenbechers zu der Griffelröhre aus (Abb. 7e), die die Staubblätter bald überholt. Früh stellen die Karpellspitzen ihr Wachstum ein, während die zwischen ihnen liegenden Teile stark gefördert werden und, wie schon BARCIANU ermittelt hat, zu Commissuralnarben auswachsen, die den Kelchstamina opponiert sind.

In bezug auf den Wachstumsrhythmus sind die Kronblätter am bemerkenswertesten. Sie wachsen zunächst sehr langsam, erst fast kreisrund, bald sich am Scheitel einbuchtend, und werden durch die episepalen Staubblätter überholt bei 460 μ Knospenlänge, durch den Griffel bei 540 μ, durch die Kronstaubblätter bei 1400 μ. Erst wenn in den Antheren die Pollenkörner schon weit entwickelt und an den Samenanlagen beide Integumente angelegt sind, beschleunigen die Petala ihr Längenwachstum und überholen nun ihrerseits die inneren Organkreise: den zweiten Staubblattkreis bei 10 mm, den ersten bei 15 mm, den Griffel bei 25 mm GL. Bei 35 mm GL drängen sie die Kelchblätter auseinander und strecken sich zu ihrer stattlichen Größe. Auch in die Breite wachsen die Petala mit der Zeit immer mächtiger. Bei 6 mm GL berühren sie sich mit den Rändern, bei 7,5 mm schieben benachbarte Kronblattränder sich aneinander vorbei, und später überdecken sich die Kronblätter mit ihrer halben Breite.

Das Hypanthium schiebt sich, spät und langsam wachsend, zwischen den Fruchtknoten und die Gesamtheit der äußeren Kreise ein. An Knospen von 4 mm GL ist mit bloßem Auge fast noch nichts von ihm zu sehen, bei 16 mm GL ist es noch nicht länger als 0,75 mm. Seine endgültige Länge erreicht es erst mit dem Aufbrechen der Knospe.

b) Der unterständige Fruchtknoten. Auch die Entwicklung des Fruchtknotens hat PAYER von *Epilobium spicatum* sorgfältig studiert. Viel öfter ist *Oenothera* untersucht worden (vgl. unten), von der PAYER nur angibt, daß sie sich wie *Epilobium* verhalte; auf einen Unterschied wird hinzuweisen sein. Wir geben Längsschnitte der Frühstadien (Abb. 7), die die körperhaften Bilder von PAYER ergänzen. Unsere Abb. 7a gibt den Zustand wieder, in dem auf dem Grund des Achsenbechers vor den Karpellprimordien vier Grübchen (vgl. PAYER) entstehen, die durch intercalares Vereintwachsen von Achse, Scheidewänden und Außenwandung zu den vier tiefen engen Fächern im unteren Teil des Fruchtknotens werden (Abb. 7d, h, i). Den Achsenzapfen finden wir, wie auch STRÖBL (Fig. 42), viel schlanker als PAYER ihn von *Epil. spicatum* darstellt.

In der Fortsetzung der Scheidewände wölben sich, von unten nach oben fortschreitend, aus der Becherwand vier Leisten vor, die den

Rändern der Fruchtblätter entsprechen und nun auch den niedrigen Raum über dem Achsenende fächern (Abb. 7g).

Payer hat die verschiedene Art der Fächerung in den beiden Zonen des Fruchtknotens mit aller Klarheit beschrieben, allerdings nicht im einzelnen durch Zeichnungen belegt. Wenn Weisse (1899) und Geerts (1909) auf Grund ihrer unvollständigen Kenntnis der Vorgänge bei *Oenothera* (vgl. unten) die Richtigkeit von Payers Angaben bestreiten, so sind sie sehr im Unrecht; sie kennen das Objekt gar nicht.

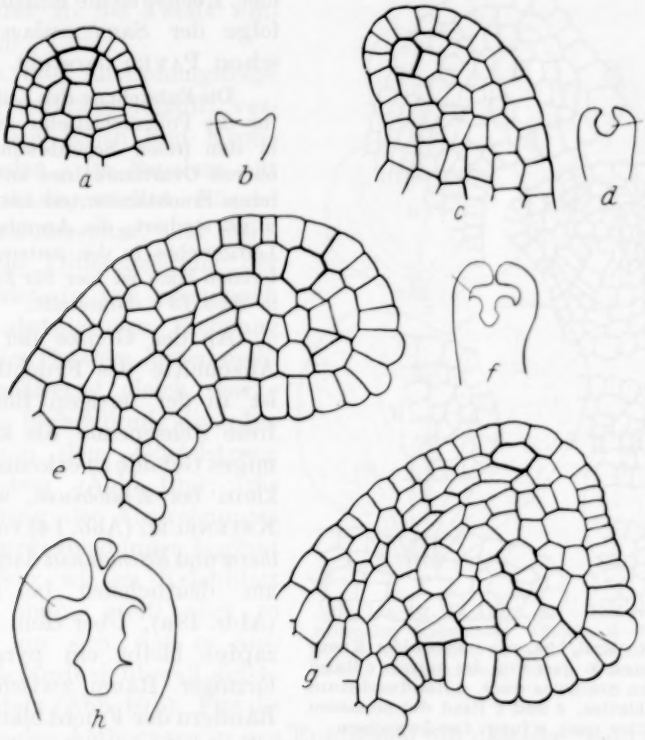


Abb. 8a—h. Epil. hirs. Längsschnitte von Kelchblättern 320fach, daneben jeweils von der ganzen Blüte schwächer vergrößert.

Die beiden Abschnitte des Fruchtknotens, von denen der obere durch realiter verwachsende, der untere durch mit der Achse kongenital verwachsene Scheidewände gekennzeichnet ist, haben, wie Kaienburg beschreibt, bei den einzelnen Gattungen sehr verschiedenes Längenverhältnis. An *Raimannia*, wo der untere Teil etwa 10mal so lang ist wie der obere (vgl. Kaienburg Abb. 14b), schließt sich *Epilobium* an. Aber während bei *Raimannia* auch im oberen Abschnitt noch fertile Placenten mit einigen Samenanlagen sich finden, ist bei *Epilobium* diese obere Zone steril, und ihre Fächer werden durch Wucherungen der Leisten verschlossen, so daß sie funktionell dem Griffel zugehört.

Die Placenten, d. h. die als Träger der Samenanlagen ausgezeichneten Flächen der Fruchtknotenhöhle — so bei LEINFELLNER 1941 definiert; KAIENBURG nennt den ganzen Fruchtblattrand Placenta — entstehen paarweise als zentralwinkelständige Anschwellungen der Scheidewände durch periklinale Teilungen in der subepidermalen Schicht. Ihre Bildung beginnt bei 2,2 mm GL auf halber Höhe des Fruchtknotens und schreitet nach oben und unten fort. Ebenso ist die Entstehungsfolge der Samenanlagen, wie schon PAYER darstellt.

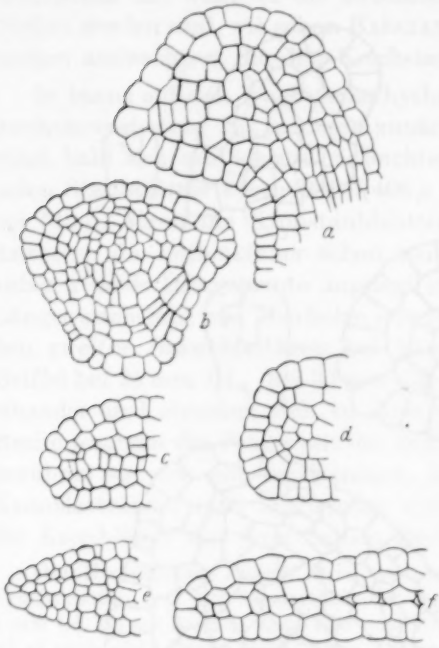


Abb. 9a—f. Epil. hirs. a—c sepaloides Kronblatt; a längs, b quer von der Spitze, c Rand eines älteren Stadiums quer, d Randwachstum des Kelchblattes, e und f Rand des normalen Kronblattes quer, e jung, f ausgewachsen. 320fach.

Die Entstehung des Leitgewebes für die Pollenschläuche im Griffel in den freien Scheidewänden des oberen Ovariumraumes und im unteren Fruchtknotenteil hat KAIENBURG studiert; die Anordnung des Leitgewebes in der unteren, allein fertilen Zone ist hier für *Epilobium* in Abb. 13 c dargestellt.

An der Grenze der beiden Abschnitte des Fruchtknotens ist in der fertigen Blüte das freie Achsenende als kegelförmiges Gebilde zu erkennen, sehr klein bei *Epilobium*, wie von KAIENBURG (Abb. 14) von *Oenothera* und *Raimannia* dargestellt, am deutlichsten bei *Fuchsia* (Abb. 18a). Über dem Achsenzapfen bleibt ein pyramidenförmiger Raum zwischen den Rändern der Fruchtblätter frei, sehr niedrig bei *Oenothera* und *Raimannia* (KAIENBURG Abbildung 12 und 14), noch niedriger bei *Epilobium*, ziemlich ausgedehnt bei *Fuchsia* (K. Abb. 18 a).

c) Der Gefäßbündelverlauf in der Blüte. Die Leitbündelversorgung der fertigen Blüte ist folgende. Durch die Fruchtknotenwand laufen vom Stiel her 8 Hauptstränge, von denen die 4 stärkeren zu den Kelchblättern, die 4 schwächeren zu den Kronblättern ziehen. Die stärkeren geben weit oben je einen Ast in ein Kelchstaubblatt ab, die schwächeren schon weiter unten in ein Fruchtblatt und oben in ein Kronstaubblatt (Abb. 10 g). Alle 8 Hauptstränge werden am oberen Rand des Hypanthium durch einen Ringgürtel verbunden, von dem aus schwächere

Bündel in Kelch- und Kronblätter abzweigen, wo sie zu Seitennerven werden.

Erst wenn das Nervennetz im Kelchblatt fertig angelegt ist, sieht man die 4 dünneren Hauptstränge bis zur Basis der noch kleinen Petala ziehen. Bevor sie sich als Medianus in die Kronblätter fortsetzen, wird der Ringstrang gebildet, und erst danach senden die 4 Stränge ihre Auszweigungen ln die Karpelle und in die Kronstamina, um schließlich selber in die Petala einzutreten.

Was die Entstehungsfolge des Nervennetzes betrifft, verhalten sich Kelch und Krone verschieden. Im Sepalum eilt das mediane, stärkste Bündel zur Vorläuferspitze, und dann findet die Differenzierung der Tracheiden in von oben nach unten absteigender Richtung statt. Im Petalum laufen mehrere annähernd gleich starke Stränge, fächerförmig divergierend, von dem Gürtelstrang nach oben (Abb. 10a); die Ausbildung der Abzweigungen und Querverbindungen beginnt dann zwar wie im Kelchblatt weiter oben, greift aber so schnell um sich, daß es aussieht, als fände sie überall gleichzeitig statt (Abb. 10b). Für die Bildung des Anthocyans in den Epidermen gilt dasselbe: bald nachdem sie an der Spitze begonnen hat, ist sie auf der ganzen Fläche zu beobachten, nur oberhalb der Basis, wo das Meristem noch tätig bleibt, verzögert sie sich.

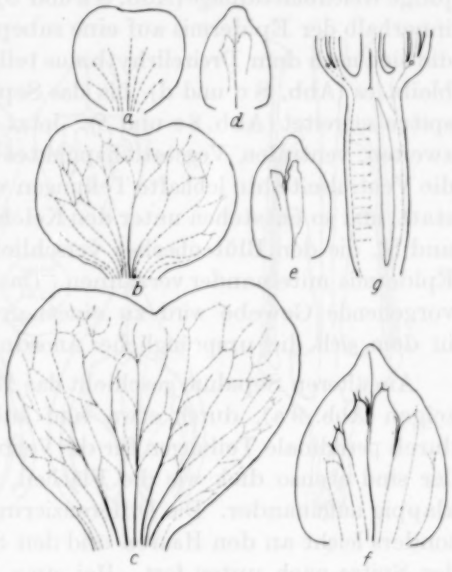


Abb. 10a—g. Epil hirs. a—c Entwicklung des normalen Kronblatts, 12fach. d—f des sepaloiden Kronblatts, 20fach. g Gefäßbündelverlauf in Fruchtknoten, Sepala, Petala, Stamina.

In zwei Punkten weicht der Leitbündelverlauf der Blüte bei *Epilobium* von den Verhältnissen ab, wie sie von Barcianu und Geerts für *Oenothera* geschildert werden und wie auch wir sie hier fanden. 1. Die 4 dickeren Hauptstränge, die bei *Epilobium* ungeteilt durch die Fruchtknotenwand ziehen, spalten sich bei *Oenothera* am Grund des Fruchtknotens, und der innere dünnere Ast versorgt einerseits die Kelchstaubblätter, andrerseits die Placenten (Geerts Taf. 18, Fig. 9), diese mit waagerecht abzweigenden feinen Bündeln, wie sie bei *Epilobium* vom ungeteilten Hauptstrang ausgehen. 2. Die Mitten der Kronblätter werden

bei *Epilobium* von den dünneren, auch in die zugehörigen Stamina laufenden Hauptsträngen versorgt, doch nicht ohne vorher an den Gürtelstrang angeschlossen worden zu sein (Abb. 10g). Bei *Oenothera* dagegen sind die Petala nicht unmittelbar, auf geradem Weg, mit den Hauptsträngen verbunden, sondern erhalten ihre sämtlichen Bündel, auch das mediane, aus dem Gürtel (Geerts Fig. 9).

d) Die Histogenese des Kelchblattes. Ein Längsschnitt durch eine sehr junge Kelchblattanlage (Abb. 8 a und b) zeigt, daß das Längenwachstum innerhalb der Epidermis auf eine subepidermale Initialzelle zurückgeht, die sich nach dem Dreizellrhythmus teilt. Bei dieser Art des Wachstums bleibt es (Abb. 8 c und d), bis das Sepalum zur Bildung der Vorläuferspitze schreitet (Abb. 8 e und f). Jetzt finden durch die Tätigkeit eines zweiten, ventralen Vegetationspunktes (vgl. Roth 1949, Fig. 79) gegen die Ventralseite hin lebhafte Teilungen vor allem in periklinaler Richtung statt, und so entstehen unter den Kelchblattspitzen die Wülste (Abb. 8g und h), die den Blütenbecher verschließen und sich durch Papillen der Epidermis miteinander verzahnen. Das aus dem Ventralmeristem[1] hervorgehende Gewebe wird zu einem großzelligen lockeren Parenchym, in dem sich die ursprüngliche Anordnung der Zellen verwischt.

Am älteren Sepalum geschieht das Randwachstum, wie Querschnitte zeigen (Abb. 9 a), durch etwa fünf subepidermale Initialenreihen, die durch periklinale Teilungen für die Verbreiterung aufkommen. Die Ränder sind ebenso dick wie die Flächen, und benachbarte Sepala stoßen klappig aufeinander. Die Differenzierung der Gewebe schreitet, wie besonders leicht an den Haaren und den Spaltöffnungen zu sehen ist, von der Spitze nach unten fort. Bei etwa 0,5 mm GL erscheinen die Procambiumstränge. Die Tracheiden differenzieren sich zuerst im Medianus bis zur Spitze hin, die seitlichen Gefäßbündel steigen als Abzweigungen des Medianus im Zusammenhang mit der übrigen Gewebedifferenzierung nach unten ab, ähnlich wie es unten (Abb. 27) von *Oenothera* dargestellt ist. Die ersten der später sehr zahlreichen Raphidenidioblasten werden gleichzeitig mit dem Procambiumnetz angelegt, manchmal noch früher.

e) Die Histogenese des Kronblattes. Das Mesophyll des zarten normalen Petalum wird von den Abkömmlingen subepidermaler Initialen aufgebaut, die, in einfacher Reihe den Saum unter der Oberhaut einnehmend, sich zunächst im Dreizellrhythmus teilen, wie Abb. 9 e von einem Blatt mittleren Alters zeigt, später aber zu zweischneidiger Segmentierung übergehen, wie Abb. 9 f von einem älteren Blatt darstellt, Die ansehnliche Dicke, die den Basalteil des Blattes auszeichnet.

[1] Nach Troll (1955) sollte man das auf der Ventralseite gelegene Meristem besser Rundungsmersistem nennen, weil es einem unifacialen Gebilde angehört.

erreicht dieser durch frühe periklinale Teilungen der subepidermalen Schicht auf der Fläche beider Blattseiten.

IV. Die Entwicklung der cruciaten Blüte.

Die sepaloiden Kronblätter entstehen wie die normalen als runde, nicht quergezogene Höcker (Abb. 11a); schon früh erscheinen sie schwächer als die normalen. Sie wachsen erst langsam und werden von den Kelchstamina überholt, doch wenn die Karpelle ausgegliedert sind,

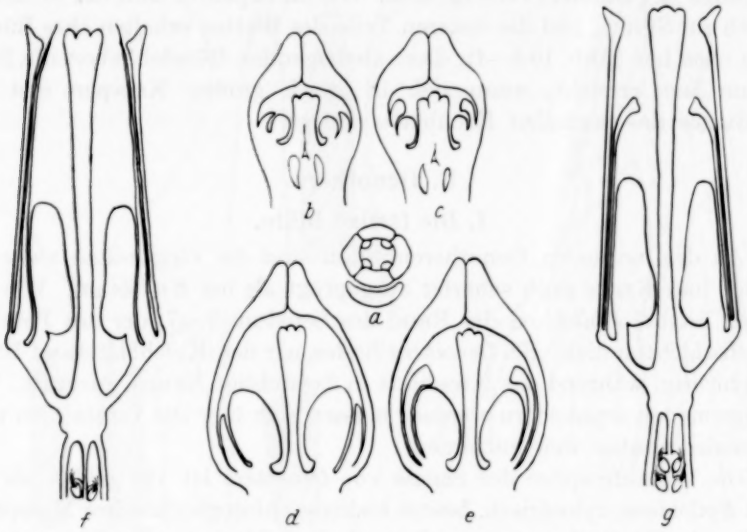


Abb. 11a—g. Epil. hirs. Knospenlängsschnitte, b, d, f normal, c, e, g cruciat. a Querschnitt einer sehr jungen Knospe, nur Kelch- und Kronblätter angelegt. GL von b und c 1 mm, von d und e 1,5 mm (30fach), von f und g 23 mm (6fach).

strecken sie sich rascher als die normalen Petala (Abb. 11c und b, e und d). Der Griffel überholt sie zwar auch noch, aber der zweite Staubblattkreis erreicht sie, im Unterschied von der normalen Blüte, nicht mehr. So halten sie sich während der ganzen weiteren Entwicklung zwischen bei den Staubblattkreisen. Schon bei 7,5 mm GL der Knospe sind sie doppelt so lang wie die normalen Kronblätter, und sie gehen ihrer endgültigen Größe schon zu einem Zeitpunkt entgegen, an dem in der normalen Blüte das intensive Wachstum der Petala erst seit kurzem im Gange ist. Der Wachstumsrhythmus ähnelt also, von der anfänglichen Verzögerung abgesehen, durchaus dem der Sepala, und diese Ähnlichkeit kommt vor allem auch in der Bildung einer Vorläuferspitze (Abb. 11e und g) zum Ausdruck, die durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems annähernd radiär wird (Abb. 9a und b). Die Spitzen neigen sich wie die der Sepala nach innen, doch ohne zur Berührung zu kommen (Abb. 11g). Das

Breitenwachstum der sepalodischen Kronblätter (Abb. 10d—f) ist viel geringer als das der normalen (Abb. 10a—c). Der Blattrand wird durch eine Reihe subepidermaler Initialen aufgebaut (Abb. 9c), ist aber dünner als der der Kelchblätter (Abb. 9d).

Besonders kelchblattartig ist auch die Entstehung des Gefäßbündelnetzes im sepaloiden Kronblatt. Viel früher als im normalen Petalum wird das mediane Bündel angelegt, schon bevor der horizontal um den Hypanthiumrand ziehende Strang sichtbar wird und Griffel und zweite Stamina mit Bündeln versorgt sind. Wie im Sepalum läuft der Medianus rasch zur Spitze, und die unteren Teile des Blattes erhalten ihre Bündel von oben her (Abb. 10d—f); diese absteigenden Bündel haben die Basis schon fast erreicht, wenn sich in gleich großen Knospen erst der Medianus des normalen Kronblatts anlegt.

B. Oenothera.

I. Die fertige Blüte.

An den normalen Oenotherenblüten sind die Gegensätze zwischen Kelch und Krone noch schärfer ausgeprägt als bei *Epilobium*. Wie wir sahen, ist bei *Epilobium* der Rand des Sepalum 5—7, der des Petalum 3 Zellschichten dick. Bei *Oenothera* finden wir den Kelchblattrand 10 bis 12schichtig, während das Kronblatt in 2schichtige Säume ausläuft. Um einigermaßen sepaloid zu werden, müssen sich hier die Petala also vom normalen Status weit entfernen.

Die Vorläuferspitze der Sepala von *Oenothera* ist viel größer als die von *Epilobium*, zylindrisch, besitzt lockeres chlorophyllreiches Mesophyll und viele Spaltöffnungen — Querschnittsbilder von *Oe. Lamarckiana cruciata* bei HUS —, kann also während der Frühstadien der Entwicklung als Transpirations- und später als lokales Assimilationsorgan dienen. Bei den *Strictae* (vgl. RENNER 1942, S. 449) berühren sich die Kelchspitzen am Grund, bei den *Cernuae* (S. 450) sind „die Spitzen der Kelchzipfel am Grunde entfernt", und zwar durch vorgezogene Säume der Kelchblattflächen. Die Entfaltung der Blüte führt nicht nur zu einer Längstrennung der Sepala, sondern diese schlagen sich, oft noch zu 2 und 2 verbunden, mit scharfer basaler Krümmung nach unten.

Die normalen Petala sind ähnlich geformt wie die von *Epilobium*, am Scheitel ausgerandet, meistens ohne Vorläuferspitze (über Ausnahmen vgl. unten), bei den von uns verwendeten Arten durch Chromoplasten gelb, bei gewissen Sippen am Tage nach dem Aufblühen, besonders wenn das Wetter heiß ist, durch zusätzliche Anthocyanbildung mehr oder weniger rot werdend.

Alle 8 Stamina der Oenotheren sind gleich lang, auf gleicher Höhe inseriert. Die Spitzen der Fruchtblätter wachsen zu zylindrischen Narbenschenkeln aus, die im Gegensatz zu den Commissuralnarben von

Epilobium den Kronblättern opponiert stehen. Das Hypanthium ist viel länger als bei *Epilobium*, der Fruchtknoten dagegen etwas kürzer.

Haare kommen an den Blüten in 4 Formen vor (Hus, Stötzer): spitze dickwandige Deckhaare, teils in der Ebene der Epidermis eingefügt, teils auf kleinen Zellsockeln stehend; zylindrische, stumpfe, dünnwandige Haare, die als Hydathoden fungieren, und kleine birn-

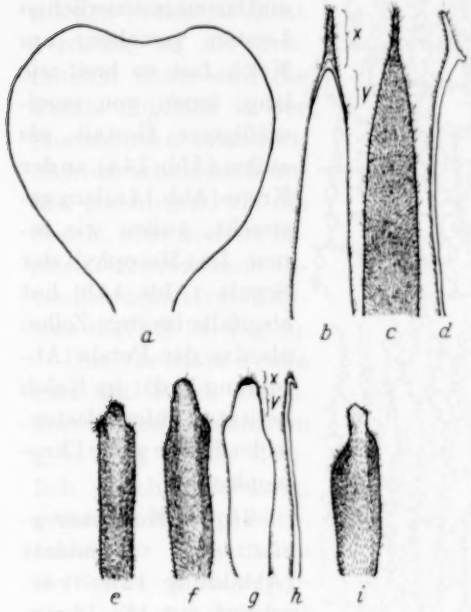


Abb. 12.

Abb. 13.

Abb. 12a—i. Oenothera atrovirens. a—d normalkronig (Cr-pictiflexa), e—i cruciat, a und e—i Kronblätter, b—d Kelchblatt. 2,5fach.

Abb. 13. Oe. atrovirens, Spitze des sepaloiden Kronblattes, Bündelnetz. 32fach.

förmige oder etwas länger keulenförmige Haare von unbekannter Funktion.

1a. Oe. atrovirens normalkronig. Die Wildsippe von *Oe. atrovirens* Shull et Bartl. ist streng cruciat (vgl. *1b*). Die normalkronige Form ist nach Renner (z. b. 1937, S. 102, Fig. 8) zu gewinnen durch die Kreuzung *Oe. (atrovirens × biennis) pictirubata* normalkronig × *atrovirens*. Renner nennt diese abgeleitete Verbindung, die sowohl normalkronig wie cruciat auftritt, *pictiflexa* im Gegensatz zu der ursprünglichen *atrovirens*, die dieselbe Konstitution *pingens · flectens* hat.

Oe. atrovirens gehört zu den kleinblütigen *Cernuae*. Die Petala (Abb. 12a) sind 17 mm lang, 15 mm breit, die Sepala (Abb. 12b—d) messen 18 zu 2,5 bis 3 mm. Die Spitze der Sepala ist besonders lang —

sie macht ein Fünftel der gesamten Kelchlänge aus — aber dünn; am Übergang zum flächigen Blattabschnitt findet sich ein stark ausgeprägter, dachartig vorspringender Querwulst (Abb. 12d). Der Kelch ist außen fein behaart, innen ganz kahl, Stomata sind außen zahlreich, innen selten. Die Seitenwände der Epidermiszellen sind an Kelch und Krone mit zierlichen Leisten versehen, am Kelch fast so breit wie lang, innen von regelmäßigerer Gestalt als außen (Abb. 14a), an der Krone (Abb. 14c) langgestreckt, außen wie innen. Das Mesophyll der Sepala (Abb. 14b) hat ebenfalls breitere Zellen als das der Petala (Abbildung 14d); im Kelch besitzt es Chloroplasten, in der Krone gelbe Chromoplasten.

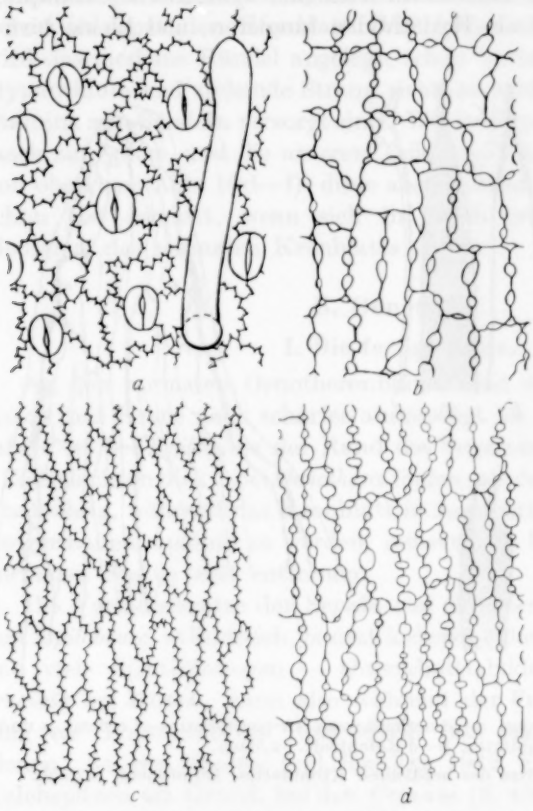


Abb. 14a—d. Oe. atrovirens (Cr. pictiflexa) normalkronig. a Kelchblatt von außen, b Mesophyll, c Epidermis des Kronblattes, außen und innen gleich, d Mesophyll. 220fach.

1b. Oe. atrovirens cruciat. Das Kronblatt (Abbildung 12e—i) erscheint mit 11—12 mm Länge und 2 mm Breite stark sepalodisch, wenn man es mit dem normalen Petalum der abgeleiteten pictiflexa vergleicht; es ist ja rein linealisch und zugespitzt. Am Kelchblatt gemessen erscheint es dagegen unvollkommener verwandelt als die Kronblätter des cruciaten *Epilobium*. Während hier die Vorläuferspitze gut ausgebildet ist, wenn auch kleiner als am Sepalum, ist sie an den sepalodischen Petala der cruciaten Oenotheren nur angedeutet, im Gegensatz zu ihrer Auffälligkeit an den Sepala. Die durch zwei stumpfe Zähne abgesetzte dreieckige Spitze der cruciata-Kronblätter stellt erst den Übergang vom flächigen Blattabschnitt zur Vorläuferspitze dar und ist wie beim Kelchblatt schwach verdickt. Von der Vorläuferspitze selbst ist nicht viel mehr vorhanden

als der Querwulst, der am Sepalum der Cernuae in die Augen fällt. Er ragt dachartig nach innen vor, so daß das Blatt am Scheitel umgeschlagen erscheint (Abb. 12 g, h). Mit der teilweisen Verdickung, die sich an den Rändern nach unten fortsetzt, geht eine Verstärkung der Leitbündel dieser Gebiete einher (Abb. 13).

Die Basis der sepalodischen Petala ist leicht verdickt, an der entfalteten Blüte sind die Petala ungefähr in der Horizontalen orientiert, nicht so scharf nach unten geschlagen wie die Sepala, aber doch im basalen Teil etwas nach unten gekrümmt (vgl. RENNER 1937, S. 98, Fig. 6).

Die cruciata-Petala sind am Rand, besonders an den Zähnen, rein grün und außen ziemlich reich feinhaarig, gegen die Mitte gelblich, schwächer behaart, an der Spitze oft ausgesprochen gelb und dann mit ganz wenigen kleinen Haaren bestreut (Abbildung 12 i). Die Gestalt der Epidermiszellen ist entsprechend: über den grünen Teilen (Abbildung 15 a) ausgesprochen, über der gelblichen Mitte (Abb. 15 c) weniger kelchblattähnlich, an der Spitze kronblattähnlich, nirgendwo aber rein kronblattartig. Hand in Hand mit der Färbung variierte die Zahl der Spaltöffnungen in einem Gesichtsfeld von 300 μ Durchmesser von 20 bis auf 7 herunter in besonders gut gelb gefärbten und kaum mehr behaarten Bezirken. Das Mesophyll ist in den grünen Bezirken recht kelchblattartig (Abb. 15 b), an gelben erinnert es schon mehr an das der normalen Krone (Abb. 15 d).

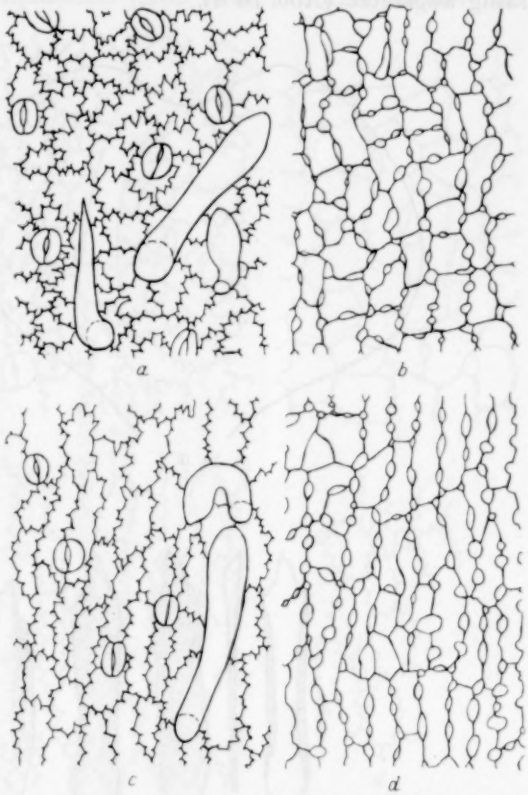


Abb. 15 a—d. Oe. atrovirens cruciat, Kronblatt. a Epidermis der Außenseite vom grünen Rand, b dazugehöriges Mesophyll, c Epidermis der Außenseite vom gelblichen Gebiet, d dazugehöriges Mesophyll. 220fach

2a. Oe. biennis normalkronig. Die Blüten sind mittelgroß, die Petala bei der Linie von München 22 mm lang, 27 mm breit, die Sepala

28 mm lang, 3 mm breit (Abb. 16a—d). Die Blätter von Kelch und Krone sind gegenüber der zartblütigen *Oe. atrovirens* ziemlich derb. Der Kelch ist intensiv grün, stark behaart, die Vorläuferspitzen sind besonders dick und lang, aber der Querwulst ist nicht auffällig abgesetzt (Abb. 16 d).

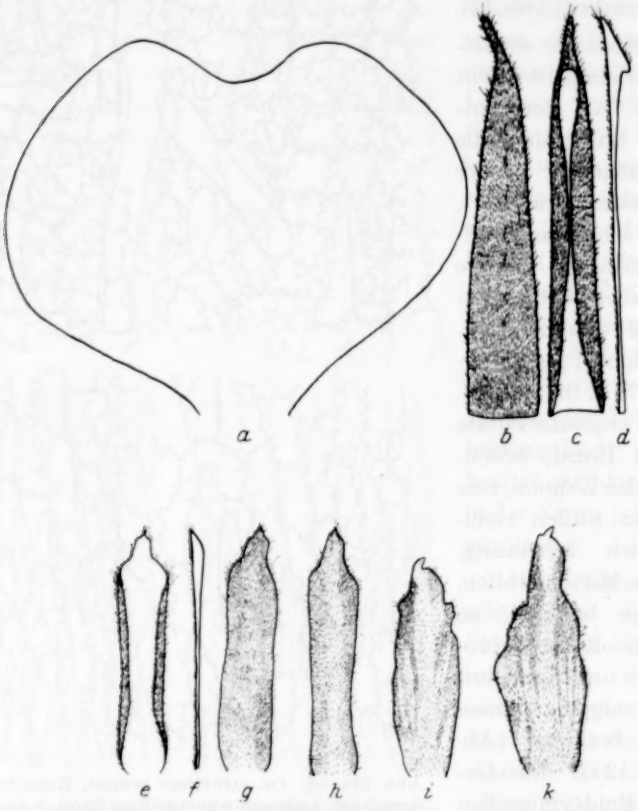


Abb. 16a—k. Oe. biennis, a—d normalkronig, e—k cruciat, b—d Kelchblatt, sonst Kronblätter. 2,5fach.

2b. Oe. biennis cruciata. Unsere sehr stabile Linie, die ungefähr der von OEHLKERS (1930, S. 483, Abb. 1) als *Oe. biennis cruciata apetala* bezeichneten Form entspricht, hat etwas kleinere Blüten als die normalkronigen *biennis*-Sippen; die Kronblätter sind 18—20 mm lang, 4—5 mm breit. Eine geringe Variabilität in der Ausbildung der Petala ist vorhanden. Am häufigsten ist die am strengsten sepaloide Form (Abb. 16e bis h). Das Blatt ist rein linealisch, über den Zähnen fast zum Dreieck verjüngt, am obersten Ende zeigt sich ein deutlicher Ansatz zur Bildung einer aufrecht stehenden radiären Vorläuferspitze; ein abgesetzter Querwulst an der Basis des Spitzenteils fehlt, wie dieser ja auch am Kelchblatt

ziemlich schwach abgesetzt ist. Das Ventralmeristem arbeitet an der Spitze schon stärker als bei *Oe. atrovirens*. Das ganze sepaloide Kronblatt ist so derb wie das Sepalum, hat dicke, nach der Entfaltung nach innen eingerollte Ränder, ist ganz grün, außen ebenso dicht behaart wie das Kelchblatt. Die Epidermis (Abb. 17a) hat auch in der Gestalt der Zellen den Charakter des Kelchblatts, ebenso das Mesophyll (Abb. 17b).

Nicht selten sind die Kronblätter etwas verbreitert (Abb. 16i, k), und dann an der Spitze gelblich oder selten rein gelb und unbehaart. In den gelblichen und gelben Bezirken ist die Gestaltung der Epidermis intermediär zwischen sepalischer und petalischer Ausbildung, mit rudimentären Spaltöffnungen (Abb. 17d), im Extrem kann sie ganz petalisch und stomatafrei sein (Abb. 17c). Entsprechend verhält sich das Mesophyll. Die Übergänge von sepalischer zu petalischer Gestaltung sind durchaus gleitend, wobei Epidermis und Innengewebe immer derselben Stufe entsprechen.

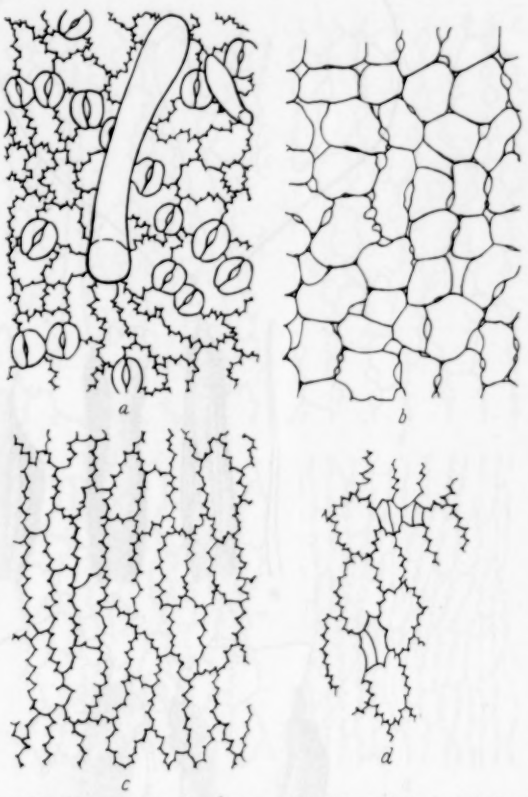


Abb. 17a—d. Oe. biennis cruciat, Kronblätter. a Äußere Epidermis von intensivgrüner Zone, b Mesophyll darunter, c und d äußere Epidermis von dem gelben Gebiet der Spitzenzone, in d gehemmte Stomata. 220fach.

Eine *Oe. biennis cruciata* aus dem Botanischen Garten Köln (Herrn Prof. Renner durch Fräulein Dr. R. Weyland übermittelt) hat sehr variabel gestaltete Kronblätter. Die fast normalen Formen der Petala tragen auf Inseln grünlichen Gewebes Gruppen von Haaren, auf der ganz gelben Fläche einzelne sehr zerstreute Haare, die mit bloßem Auge gar nicht zu entdecken sind. Der Zusammenhang zwischen Grünfärbung und Behaarung ist sehr deutlich.

3. Oe (atrovirens × biennis) pictirubata. Schon in F_1 kommen ganz normalkronige, ganz cruciate und viele intermediäre Formen vor, oft

an einem und demselben Individuum (Bilder bei RENNER u. SENSENHAUER S. 573, Fig. 3). Die Nachkommenschaft der normalkronigen

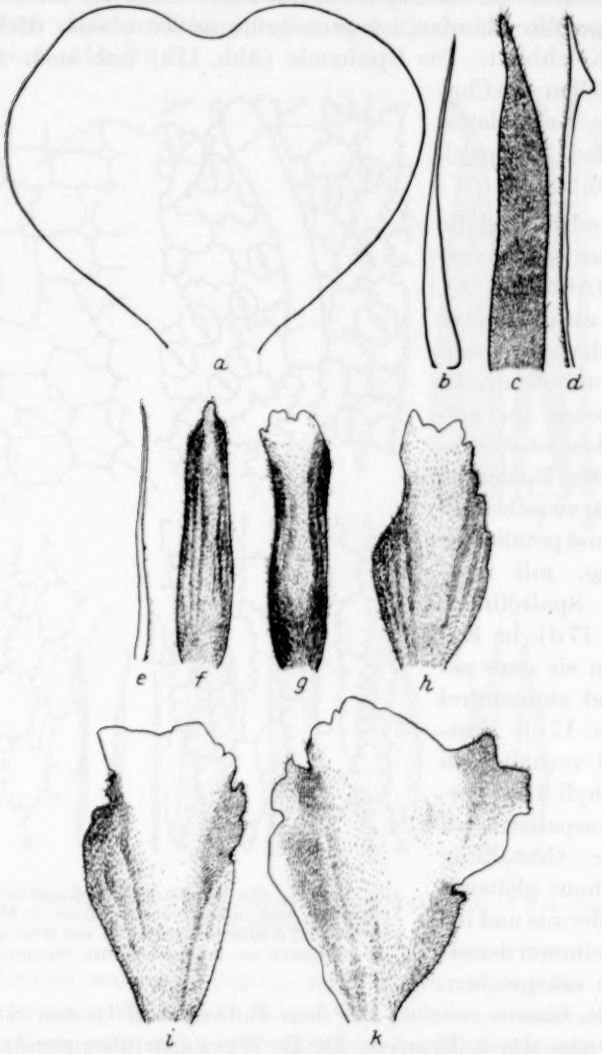


Abb. 18a—k. Oe. (atrovirens × biennis) pictirubata. a—d normalkronig, a und b Kronblatt, c und d Kelchblatt; e—k cruciat von streng sepaloid (e, f) bis zu stark intermediär; grüne Bezirke behaart, gelbe kahl.

Individuen pflegt ganz konstant zu sein, die cruciaten spalten oft normalkronige Individuen ab, und hier kommen auch Äste mit intermediären Blüten vor. Von einer solchen variablen F_2-Familie stammt das untersuchte Material.

3a. Oe. pictirubata normalkronig. Die Blüten sind mittelgroß, ihre Blätter zarter als die der *Oe. biennis* (Mitgift von *Oe. atrovirens*), die Petala 19 mm lang, 24—25 mm breit, die Sepala 22 mm lang, 3 mm breit, mit langer dünner Vorläuferspitze, mit dickem, nicht deutlich abgesetztem Querwulst (der scharf abgesetzte gehört zu den Charakteren von *flectens*), außen feindrüsig behaart, nur an der Spitze mit spitzen Deckhaaren und birnförmigen Härchen.

3b. Oe. pictirubata cruciat. Die am strengsten sepalodischen Kronblätter sind 17—18 mm lang, 2—3 mm breit, und erreichen den hohen Grad der Sepaloidie nicht ganz, den wir für *Oe. atrovirens* und *Oe. biennis cruciata* beschrieben haben. Sie sind zwar auch linealisch und mit abgesetztem Spitzchen versehen (Abb. 18 f), hier aber kaum durch ein Ventralmeristem verdickt, so daß die Basis dicker ist als die Spitze (Abbildung 18 e). Ebenso sind ihre Ränder nach der Entfaltung nicht eingerollt. Die Farbe und die anatomische Struktur sind streifenweise etwas variabel, gelblichgrün (Abb. 19, a und b) ist vor allem die Mitte, aber auch in den grünen Spitzenteilen kommen hellere Streifen mit schwächerer Behaarung vor. Rein kronblattartige Bezirke sind hier nicht vorhanden.

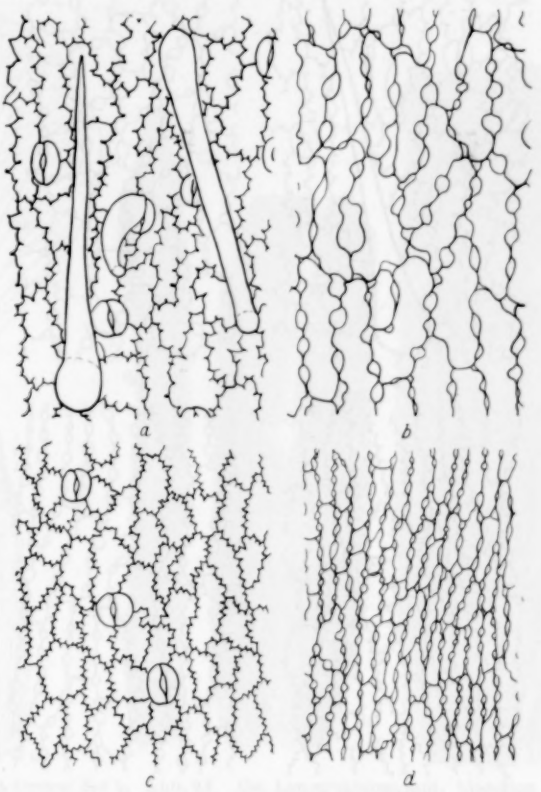


Abb. 19a—d. Oe. pictirubata cruciat, Kronblätter. a äußere Epidermis aus gelbgrünem Streifen, b Mesophyll darunter, c äußere Epidermis aus gelbem Gebiet an der Spitze (Typus g in Abb. 18), d Mesophyll darunter. 220fach.

Von dieser extrem sepaloiden Gestaltung aus kann man an einzelnen Individuen alle Übergänge bis zum fast normalen Kronblatt verfolgen; einige noch ausgeprägt sepalodische Formen zeigt Abb. 18, g—k. Zuerst verliert das obere Ende den Spitzencharakter, es wird breiter,

zackig gestutzt (g), das Gewebe kronblattartig: die Farbe wird gelb, Haare und Spaltöffnungen bleiben aus, die Epidermiszellen strecken sich, ihre Leisten springen stärker nach innen vor (Abb. 19 c und d). Stärkere Verbreiterung kann bald den unteren (h) bald den oberen Teil (k) oder das ganze Blatt annähernd gleichmäßig (i) betreffen. Die verschiedenen Töne von grün, gelbgrün, gelb ordnen sich meist in Längsstreifen nebeneinander: Je intensiver das Grün, um so stärker ist die Behaarung und um so kelchblattartiger das Gewebe (Abb. 20a und b). Fast herzförmige goldgelbe Blätter bestehen fast ganz aus reinem Kronblattgewebe (Abbildung 20 c und d), nur hin und wieder finden sich makroskopisch unauffällige Einsprengsel, auf denen funktionslose Spaltöffnungen und verkrüppelte Haare gehäuft vorkommen. Schließlich verschwinden auch diese Inseln, und das Kronblatt zeigt als letzten Rest der Anomalie Einkerbungen an den Rändern. Auch hier ist zu beobachten, daß die inneren Zellschichten die gleiche Struktur zeigen wie die über ihnen liegenden Epidermen. Das wird an der verschieden starken Aderung in einem und demselben Kronblatt besonders auffällig (Abb. 21 b, zu vgl. mit dem normalen Petalum a und dem streng sepaloiden c).

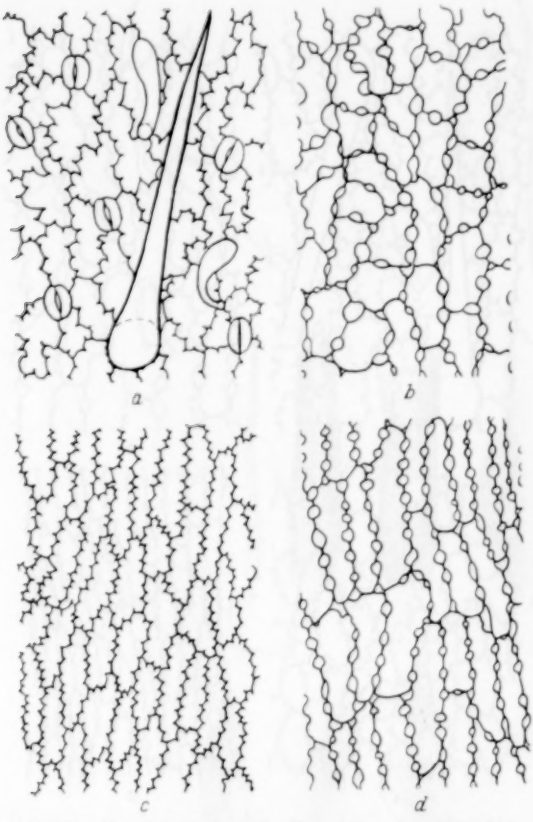


Abb. 20a—d. Oe. pictirubata cruciat., Kronblätter. a äußere Epidermis aus grünem Streifen, b Mesophyll darunter, c Epidermis aus goldgelbem Bezirk, d Mesophyll darunter. 220fach.

5. Großblütige Arten. Wie oben erwähnt, haben HUS und DE VRIES eine cruciate Sippe von *Oe. Lamarckiana* (entstanden aus einer Kreuzung von typischer *Oe. Lamarckiana* mit *Oe. „cruciata"*) genau beschrieben

und mit der Normalform verglichen. Die Variabilität ähnelt sehr der unserer *Oe. pictirubata*. Ein ähnlicher Typus, der ursprünglich sehr labil war, aber seit einigen Generationen erstaunlich konstant cruciat blüht, ist von RENNER (1937, S. 120) erst als *Oe. fallax cruciata*, später (R. u. SENSENHAUER 1942, S. 570) als *Oe. Lamarckiana subcruciata* beschrieben;

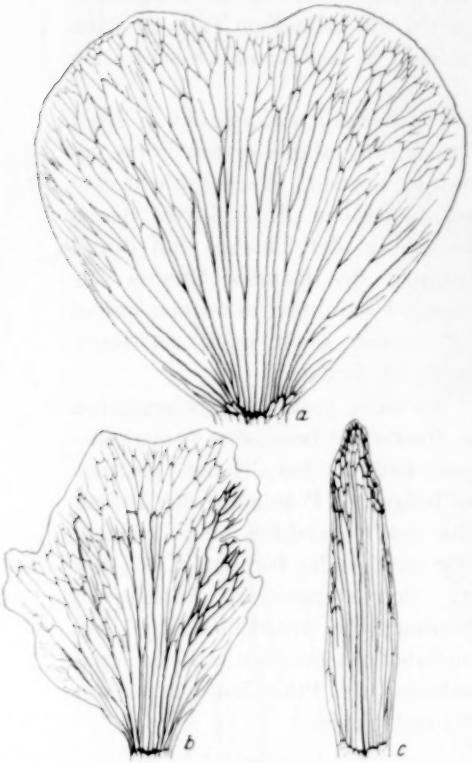


Abb. 21a—c. Oe. pictirubata, Aderung der Kronblätter. a Normal, b intermediär, c streng sepaloid. 3fach.

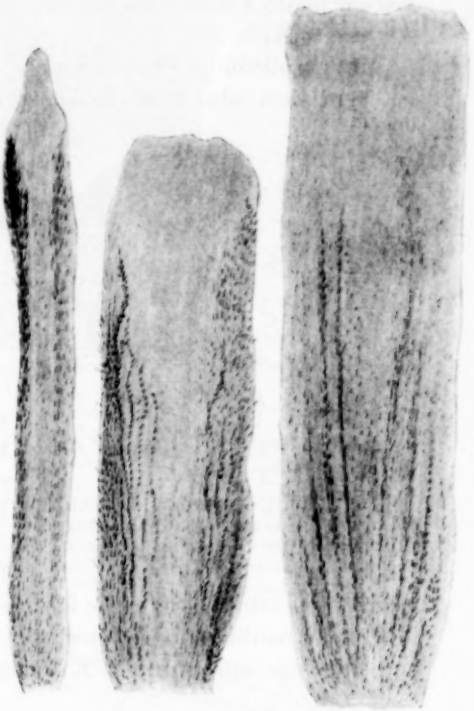


Abb. 22. Oe. Lamarckiana mut. blandina cr sp. Verschieden stark sepalodische Kronblätter. 3,5fach.

hier ist die damals zwischen extrem sepaloid und normal variierende Gestalt der Kronblätter dargestellt (S. 571, Fig. 2). Die sepaloiden Kronblätter sind außen stark behaart, und an der Spitze geht die Behaarung bemerkenswerterweise auch auf die Innenseite (Unifacialität) über, die bei den anderen von uns untersuchten Formen ganz kahl ist.

Von zwei homozygotischen Sippen, nämlich von *Oe. Hookeri* und von *Oe. Lamarckiana* mut. *blandina* hat Prof. RENNER durch Kreuzung mit *Oe. biennis cruciata* groß- und kleinblütige cruciate Formen gewonnen. Die großblütige cruciate *Oe. blandina* hat im Extrem schmal linealische, zugespitzte, doch oft etwas verbreiterte gestutzte Kronblätter (Abb. 22).

Spitze und Mittelfeld sind immer gelbgrün bis gelb, die Flanken grün und stark behaart. Je breiter das Blatt, um so schmäler werden die grünen behaarten Streifen; stark verbreiterte ganz gelbe Petala zeigen nur noch zerstreute spitze Haare auf der ganzen Fläche. Die Knospen zeigen besonders schön das verschiedene Verhalten grüner sepaloider und gelber petaloider Bezirke an den Blumenblättern: die dicken grünen Ränder schlagen sich etwas nach innen ein, die hellgelben Teile wachsen stärker in die Fläche und drängen sich bogig in den Raum zwischen den Antheren (Abb. 23).

Eine großblütige *Oe. (biennis* × *Lamarckiana) albilaeta* ist in einer gut cruciaten, aber sehr oft nach normalkronig abgleitenden Form gewonnen worden. Wenn die sehr großen hellgelben Kronblätter durch Runzelung der Fläche und durch Kerbung des Randes Spuren der *cruciata*-Charaktere erkennen lassen, sind immer auch noch zerstreute Haare zu finden.

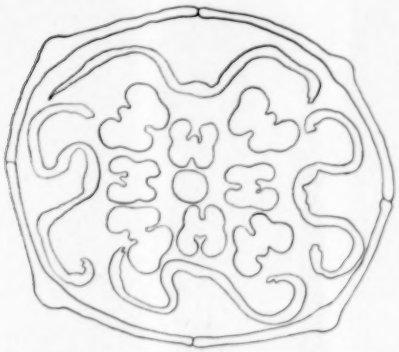


Abb. 23. Oe. Lamarckiana mut. blandina, sp cr, streng cruciat, großblütig; Querschnitt der Blütenknospe. 9fach.

An einer großblütigen cruciaten *Oe. Hookeri* ist besonders bemerkenswert, daß die linealischen, gestutzten hellgelben Petala auf der Außenseite rot angelaufen sein können. Hier ist also die für den Kelch der Art charakteristische Anthocyan-Führung, die mit Chlorophyll zusammen die charakteristische Rotbraunfärbung hervorruft, auf das sepalodische Kronblatt übergegangen, während die Plastiden nur blasser gelb sind als am normalen Kronblatt, nicht grün.

II. Die Entwicklung der Blüte.

1. Der Kelch.

Die Kelchblattspitzen von *Oenothera* — untersucht wurden von uns *Oe. biennis* und *Oe. Lamarckiana* — beschreibt schon H. BAUM (1951, S. 281 ff.) als radiäre, unifaciale Vorläuferspitzen. Sie sind erst flach und werden erst nachträglich durch die Tätigkeit eines Ventralmeristems radiär. Dieses Meristem tritt noch früher in Tätigkeit als bei *Epilobium* (s. Abb. 24, 25 und 26); BAUM hat nur ältere Zustände untersucht (Abb. 1 a—d). Von den Gefäßbündeln entsteht zuerst der zur Spitze laufende Dorsalmedianus, bei *Oe. biennis* schon bei 0,6 mm Gesamtlänge der Knospe; bei 1—1,2 mm Länge gehen Bündelauszweigungen nach unten ab (Abb. 27). Die fertige Vorläuferspitze besitzt einen Kreis von Leitbündeln (vgl. BAUM, Abb. 1 d), die großenteils in dem vom Ventralmeristem gebildeten Gewebe entstehen; Querschnitte durch die fertige

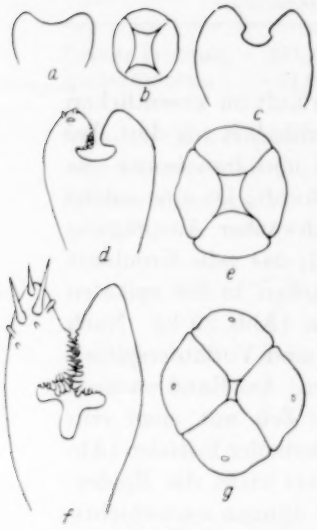


Abb. 24 a—g.

Abb. 25.

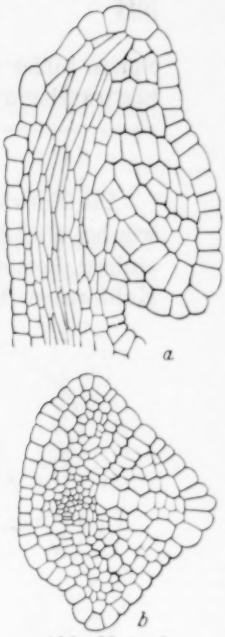


Abb. 26 a u. b.

Abb. 27.

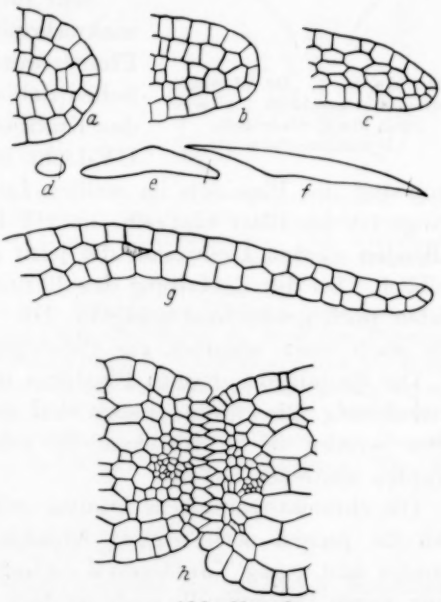


Abb. 28 a—h.

Abb. 24 a—g. Oe. biennis. Sehr junge Stadien der Blütenentwicklung. GL a und b 1 mm, c 1,7 mm, d und e 2,5 mm, f und g 3,5 mm. 80—100fach.

Abb. 25. Oe. Lamarckiana. Junge Blütenknospe. Ventralmeristem der Vorläuferspitzen des Kelchs schon in Tätigkeit.

Abb. 26 a u. b. Oe. Lamarckiana. Junges Kelchblatt, längs und quer. Ventralmeristem in Tätigkeit. GL 350 μ, 125fach.

Abb. 27. Oe. biennis. Entwicklung des Bündelsystems im Kelchblatt. 27fach.

Abb. 28 a—h. Oe. biennis. a—g Normales Kronblatt, Randwachstum, h verzahnte Ränder zweier Kelchblätter. a—c 220fach, d—f 50fach, g und h 175fach.

Spitze bildet HUS ab (Tafel XIV, XV). Die Dicke der fertigen Kelchblattränder und ihre Verzahnung zeigt Abb. 28 h.

2. Die normale Krone.

Die Entwicklung der normalen Kronblätter verläuft im wesentlichen wie bei *Epilobium*. Eine Vorläuferspitze fehlt gewöhnlich wie dort, bei einigen homozygotischen Arten, wie *Oe. Hookeri* und *franciscana* aus Kalifornien, bei *Oe. purpurata*, unbekannter Herkunft, ist eine solche in allerdings sehr schwacher Ausprägung vorhanden (Abb. 29 a); das reife Kronblatt läßt ein kleines Spitzchen in der apikalen Ausrandung erkennen (Abb. 29 b). Nach BAUM (1951, S. 287) sind Vorläuferspitzen bei Kronblättern selten. Am Rand wachsen die Kronblätter lange Zeit mit einer einfachen Reihe subepidermaler Initialen (Abbildung 28a—c), zuletzt zieht die Epidermis sich in einen sehr dünnen zweischichtigen Saum aus (Abb. 28 g).

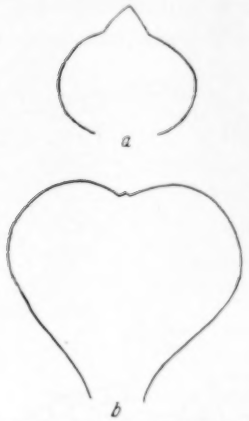


Abb. 29a u. b. Oe. Hookeri, normales Kronblatt. a sehr jung, stark vergrößert, b ausgewachsen.

Sehr junge Kronblätter zeigen, wenn sie makroskopisch noch farblos erscheinen, im Fluorescenzmikroskop schon einen rötlichen Schimmer. Bei 5 mm Länge wirkt das Kronblatt für das bloße Auge grün, im UV-Licht ist es kräftig rot; unterm Mikroskop sind die Plastiden im weißen Licht rein grün. Bei 11—12 mm Länge ist das Blatt blaßgelb, im UV-Licht rötlichbraun; im durchfallenden weißen Licht sind die jetzt größeren Plastiden schon grüngelblich. Bei der Entfaltung des 19 mm langen Petalum sind die Plastiden noch größer und goldgelb. Die Chromoplasten entstehen also, wie auch sonst bekannt, aus Chloroplasten.

Die Gestalt der grünen Plastiden in den jungen Kronblättern ist linsenförmig. Die Chromoplasten sind mehr kugelig. Mit zunehmendem Alter werden sie zu Bläschen, die schließlich platzen und goldgelbe Tropfen austreten lassen.

Die chromatographische Analyse mit Hilfe der Stärkesäule[1] ergab, daß die jungen noch grünen Kronblätter viel Chlorophyll, weniger Carotin und wenig Xanthophyll enthalten, die reifen gelben nur noch ganz wenig Chlorophyll, noch weniger Carotin und viel Xanthophyll (vgl. Tabelle). Das Chlorophyll wird also zerstört, das Carotin größten-

[1] Für freundliche Hilfe danke ich Herrn Dr. LUGER auch an dieser Stelle herzlich.

Tabelle 1. *γ Pigment je Gramm Frischgewicht.*

	Chlorophyll a	Chlorophyll b	Carotin	Xanthophyll	Carotin + Xanthophyll
Grünes Petalum	293,5	89,3	145,2	45,3	190,5
Reifes Petalum	24,0	12,9	18,4	189,1	207,5

teils zu Xanthophyll oxydiert. Die Farbstoffmengen der Tabelle 1 wurden aus der Extinktion der ätherischen Lösungen nach Eichkurven errechnet.

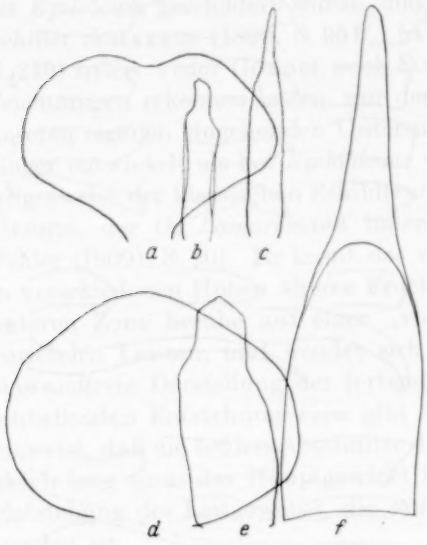


Abb. 30a—f. Oe. biennis. a und d normales, b und e sepaloides Kronblatt, c und f Kelchblatt. a—c aus fertiger Knospe, 1,2fach, d—f aus 14 mm langer Knospe, 7fach.

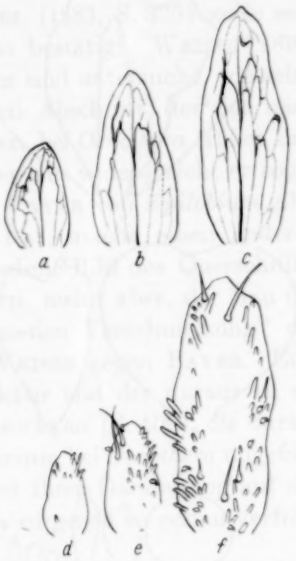


Abb. 31. Oe. biennis cruciata. Sepaloide Petala in verschiedenen Entwicklungsstadien, oben Nervennetz, unten Außenseite mit Haaren.

Nach Joshi (1953) ist die Krone von *Brugmansia (Datura) aurea* erst grün, dann grüngelb, gelb, schließlich orange; hier sind zuerst die typischen Pigmente des Laubblattes vorhanden, später verschwinden die Chlorophylle und die Menge der Carotinoide nimmt zu. Bei *Oenothera* ist die Zunahme der Carotinoide, wie aus der Tabelle zu ersehen, nicht erheblich. — *Zusatz bei der Korrektur.* Auf die Veränderung der Struktur, die sich bei der Metamorphose vom Chloro- zum Chromoplasten einstellt [vgl. Frey-Wyssling und Mitarbeiter: in Protoplasma (Wien) **45**, 97 (1955)] haben wir nicht geachtet.

3. Die cruciate Krone.

Bei allen drei untersuchten Paaren weicht das sepaloide Kronblatt sehr früh von dem normalen ab (Abb. 30, 31, 32) und entwickelt sich zunächst rascher als dieses. Je näher ein normales Petalum der normalen Gestaltung kommt, um so ähnlicher wird auch der Entwicklungsrhythmus.

Die Gefäßbündelentwicklung ist in den sepaloiden Kronblättern eine im wesentlichen von der Spitze des Medianus absteigende (Abb. 31 a bis c). Wo mehr kelch- und mehr kronenähnliche Teile nebeneinander vorkommen, differenzieren sich die ersten früher. Wie die wechselnde Farbe schon dem bloßen Auge zu erkennen gibt, findet die Umwandlung

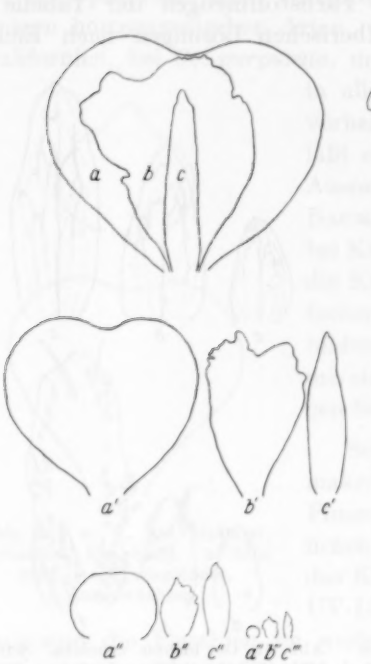


Abb. 32.

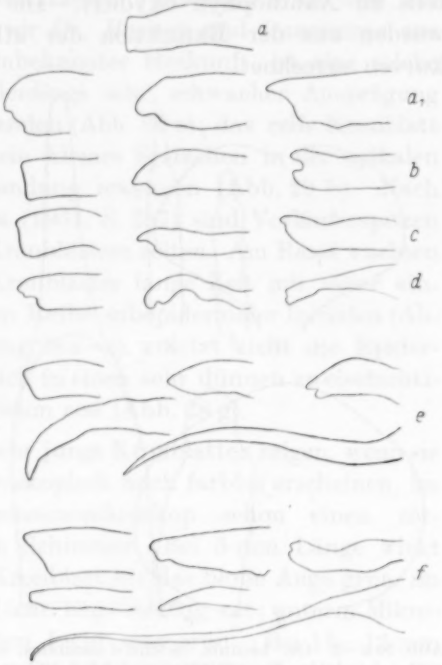


Abb. 33a—f.

Abb. 32. Oe. pictirubata. Kronblätter normal, sepaloid und intermediär. Oben Fertigzustand, Mitte aus einer Knospe von 61 mm Gesamtlänge, unten links aus 24 mm, unten rechts aus 8 mm langer Knospe. Vergr. 1,5fach.

Abb. 33a—f. Blattränder aus fertigen Blüten. a Kelch von Oe. biennis, a_1 sepaloide Kronblätter von Oe. biennis cruciata, b Oe. atrovirens, links Kelchblatt, Mitte und rechts sepaloide Petala, c ebenso von pictirubata cruciat, d ebenso von Oe. Lamarckiana subcruciata, e Oe. Lamarckiana mut. blandina sp cr, Kelchblatt und 4 verschiedene Kronblattformen von streng cruciat bis zu fast normal, f aus einer anderen Familie derselben Form. 5fach.

der Chloroplasten in Chromoplasten nur in den petaloiden Teilen „gemischter" Kronblätter statt.

Das Randwachstum des streng sepalodischen Kronblatts geht wie das des Kelchblattes von einer Schar subepidermaler Initialenreihen aus. Weil die dicken Ränder nicht wie im Kelch aufeinanderstoßen, ist ihr Saum nicht gerade abgestutzt, sondern meist unregelmäßig schräg abgeschnitten oder auch rinnenförmig ausgehöhlt (Abb. 33). Intermediäre Kronblätter besitzen auch dünneren Rand. Von *Oe. Lamarckiana* mut.

blandina zeigen die Figuren der Abb. 33 e und f alle Übergänge bis zum dünnen normalen Kronblatt. An grün- und -gelb gestreiften Kronblättern sind die grünen Teile dicker als die hochgelben.

4. Der Fruchtknoten.

Schon Barcianu (1874) hat, wenn auch nicht ganz ohne Fehler, beobachtet, daß die Scheidewände im unteren Teil des Fruchtknotens von *Oenothera biennis* auf andere Weise entstehen als im oberen, wie es oben für *Epilobium* geschildert wurde, und Goebel (1883, S. 325) sowie sein Schüler Schaefer (1890, S. 95ff.) haben das bestätigt. Weisse (1899, S. 249) zitiert weder Goebel noch Schaefer und untersucht, wie seine Zeichnungen erkennen lassen, nur den oberen Abschnitt, der sich nach unseren eigenen eingehenden Untersuchungen bei *Oenothera* früher und länger entwickelt als bei *Epilobium*; von hier aus widerspricht er sogar irrigerweise der klassischen Schilderung, die Payer von *Epilobium* gibt. Geerts, der *Oe. Lamarckiana* untersucht hat, macht einen anderen Fehler (1909), S. 20). Er kennt das verschiedene Bild des Querschnitts in verschiedenen Höhen älterer Fruchtknoten, meint aber, der Bau der unteren Zone beruhe auf einer „vollkommenen Verschmelzung" der parietalen Leisten, und wendet sich wie Weisse gegen Payer. Eine einwandfreie Darstellung der fertigen Struktur und der daraus zu erschließenden Entstehungsweise gibt A. Kaienburg (S. 400), die darauf hinweist, daß die beiden Abschnitte des Ovarium bei *Oenothera* ungefähr gleich lang sind; das Hauptgewicht liegt bei ihrer Darstellung auf der Entstehung des Leitgewebes, die wohl noch nirgends so genau verfolgt worden ist.

C. Besprechung.

Sepalodie der Petala bedeutet bei *Epilobium* nicht genau das gleiche wie bei *Oenothera*, insoferne als hier der Unterschied zwischen Kelch und Kronblatt viel größer ist als dort: einerseits ist das Kelchblatt dicker als bei *Epilobium*, andererseits das Kronblatt am Saum zarter. Wenn das sepaloide Kronblatt dem Kelchblatt also bei *Epilobium* näherkommt als bei den extremsten Formen von *Oenothera*, ist das nicht zu verwundern; so ganz dem Kelchblatt angeglichen, wie Stomps es darstellt (vgl. oben), können wir es allerdings nicht sehen. Im übrigen sind die Erscheinungen in beiden Gattungen durchaus ähnlich. Das sepaloide Kronblatt teilt mit dem Kelchblatt die wichtigsten Charaktere, wenn auch in abgeschwächter Form bzw. mit Annäherung an die Verhältnisse des normalen Kronblattes: Entwicklungsrhythmus, Randwachstum, Gestalt, Farbe, anatomische Eigenschaften. Bemerkenswert ist vor allem der Besitz einer kleinen Vorläuferspitze, die aber gerade bei dem cruciaten Epilobium besser ausgebildet ist als bei den durch sehr starke

Kelchblattspitzen ausgezeichneten Oenotheren; mit dem Erwerb der Vorläuferspitze hängt ja auch der Modus der weiteren Entwicklung, vor allem die Entstehung des Gefäßbündelsystems, zu einem wesentlichen Teil zusammen.

Als ausgesprochene Kelchblattmerkmale haben dann zu gelten: die Entwicklung von Haaren und Spaltöffnungen auf der Außenseite, bei *Oenothera* die Differenzierung der Plastiden zu Chloroplasten statt zu gelben Chromoplasten, bei *Epilobium* Pigmentierung durch Chloroplasten statt durch Anthocyan.

Was die von Haecker (1918) gestellte Grundfrage der Phänogenetik betrifft: von welchem Entwicklungsstadium an der Unterschied zwischen der normalkronigen und der cruciaten Sippe einer Art sichtbar wird, so ist zu sagen, daß das normale und das anomale Petalum zu dem Zeitpunkt schon verschiedene Wege einschlagen, zu dem das Primordium seinen Organcharakter — Blütenhüllblatt, nicht Sporophyll — zu erkennen gibt. Die durch das cruciata-Gen bzw. durch sein Allel gesteuerten Entwicklungsvorgänge liegen also ganz an der Wurzel der Phyllomdifferenzierung.

Oe. atrovirens ist in der Gestaltung der Petala äußerst konstant; die starke Äußerung der Sepalodie betrifft die Ränder und die Spitze, während ein schmaler Streifen über der Mittelrippe oft gelbgrün statt sattgrün gefärbt ist und auch in der Zellengestalt sich dem normalen Kronblatt nähern kann.

Unsere cruciate Sippe von *Oe. biennis* ist in der dunkelgrünen Färbung der Petala, in der Behaarung, in der Ausbildung der Vorläuferspitze und der dicken grünen Ränder noch strenger sepalodisch als *Oe. atrovirens*. Aber in der Konstanz dieser Merkmale bleibt sie hinter *Oe. atrovirens* zurück, in dem Sinn, daß die Spitze der Kronblätter mehr oder weniger gelb werden kann und zwischen ausgesprochen intermediär geprägtem hellgelbem Gewebe sogar goldgelbe Fleckchen auftreten können. Es macht also den Eindruck, als ob die beiderlei Tendenzen auch bei homozygot cruciater Konstitution miteinander im Widerstreit lägen, wie schon de Vries (1903, S. 591) ausgesprochen hat, aber die Variabilität dürfte rein modifikativer Art sein.

Bei den Bastarden zwischen normal und cruciat, wie bei *Oe. pictirubata*, kommen in der F_1 vollkommen normalblütige und vollkommen cruciate Individuen vor, aber neben den streng cruciaten und den ganz normalen Kronen finden sich, wie seit langem bekannt, alle Zwischenstufen. Wie an Blütenknospen, die gleichzeitig streng sepaloide und intermediäre Kronblätter enthalten, ermittelt werden kann, nehmen die intermediären Kronblätter auch in bezug auf den Wachstumsrhythmus eine Zwischenstellung zwischen den streng sepaloiden und den normalen Petala ein.

Bei schwacher Verbreiterung der sonst sepaloiden Petala pflegen Spitze und Mittelfeld ausgesprochen gelb zu werden, die Ränder am ehesten grün zu bleiben, wie wir das von den konstanten *cruciata*-Sippen der *Oe. atrovirens* und *biennis* kennen.

Sattes Gelb und sattes Grün können, wie Hus das von seiner *Oe. Lamarckiana* beschreibt, streifenweise unmittelbar aneinanderstoßen, aber öfter sind intermediär geprägte Übergangszonen eingeschaltet, die sich basalwärts oft über den ganzen Rest des Blattes ausdehnen. Die feine Abstufung bezieht sich auf alle Charaktere des Blattes, auf dessen Dicke, auf die Gestalt der Epidermis und der Mesophyllzellen, auf die Ausbildung der Spaltöffnungen, der Haare, auf die Farbe und Größe der Plastiden, auf die Beschaffenheit der Leitbündel. Soviel zu beobachten war, sind dabei die beiderseitigen Epidermen und das Binnengewebe in allen Einzelheiten gleichsinnig geprägt, periklinalchimärische Bildungen konnten nicht ausfindig gemacht werden.

Schon fast normal breite, goldgelbe Petala zeigen unter dem Mikroskop doch oft noch Einsprengsel heller gelben Gewebes, mit den zugehörigen anatomischen Zügen, vor allem Reste von Behaarung.

Mittelbreite Blätter haben meist sehr unregelmäßigen Umriß bald durch wenige schlitzförmige tiefe Einschnitte, bald in Form gröberer oder feinerer Zähnelung. Lappen und Zähne können eingeschlagen sein, so daß sie erst mit Gradstreichung der Ränder in ganzer Ausdehnung sichtbar werden. Sehr breite, schon fast normale Petala zeigen nur geringfügige Randdefekte, die man in keine Beziehung zu dem cruciata-Charakter bringen würde, wenn nicht der lückenlos gleitende Zusammenhang augenfällig wäre, wie z. B. Oehlkers von der Kreuzung *Oe. biennis gigas* normalkronig × *biennis gigas* cruciat abgebildet hat (1935, S. 187, Abb. 4). Der letzte Rest vom cruciata-Merkmal besteht also in der lokalen Hemmung der Blattbildung. Genaues Zusehen läßt dabei oft noch Phasen der Gewebemetamorphosen erkennen.

Nach Oehlkers (1930—1938) beruht die gleitende Vielförmigkeit der F_1 von Kreuzungen zwischen normalkronig und cruciat auf der Wirksamkeit eines Systems multipler Allele, die von vornherein labil sind, sich in quantitativem Sinn oft oder dauernd verschieben. Renner (1937 und später) hat zum mindesten das Auftreten der extremen Blütenformen, die ja in den Folgegenerationen konstant zu bleiben pflegen, auf Konversion der *Cr-cr*-Gene zurückgeführt: er glaubt nachgewiesen zu haben, daß normalkronige Individuen bzw. Teile von Individuen homozygot *CrCr* sind und cruciate homozygot *crcr*.[1]. Darüber, ob die intermediär geprägten immer aus *Cr-* und *cr*-Elementen mosaikartig zusammengesetzt seien oder Gene enthalten, deren Quantität im Sinne von Oehlkers zwischen Cr und cr liegt, wollte er keine Entscheidung

[1] Einen ausführlichen Bericht gibt Haustein (1951).

treffen (1937, S. 103, R. u. S. S. 601). Unsere Untersuchung hat nun ergeben, daß in den intermediären Kronblättern nicht nur extrem sepaloide und voll petalische Gewebeelemente nebeneinander liegen, wie HUS von seinem Material angibt, sondern intermediäre Strukturen in allen Zwischenstufen, und daraus könnte man den Schluß ziehen, daß die Umwandlung der *Cr-cr*-Allele sich schrittweise vollziehen kann. Der Schluß ist nicht ganz zwingend, weil diese gleitende Variabilität auch modifikatorischer Art sein könnte; denn auch bei den züchterisch ganz stabilen Formen wie *Oe. atrovirens* und *Oe. biennis cruciata* kommen solche intermediär geprägten Gewebe vor.

Daß die Strenge der Sepalodie bei gleichen *cr*-Faktoren durch andere Gene beeinflußt werden kann, zeigen besonders unsere Beobachtungen an *Epilobium*. Im ganzen *hirsutum*artige, aber nicht in allen Merkmalen übereinstimmende Linien, die aus der Kreuzung *Epilobium parviflorum* × *hirsutum cruciatum* hervorgegangen sind, haben nur zum Teil so schmale Petala wie die Ausgangsform, zum Teil breitere und in Gewebebildung wie Nervenverlauf der normalen Corolle sich um einige Schritte nähernde Kronblätter.

Zur Theorie des unterständigen Fruchtknotens.

G. DOUGLAS scheint in ihrem Sammelbericht (1944) der Auffassung, daß gewöhnlich sämtliche Phyllomkreise in der Wand des unterständigen Fruchtknotens kongenital verwachsen seien, den Vorzug zu geben. Noch entschiedener sprechen z. B. EAMES u. MACDANIELS (1947) sich in diesem Sinne aus. Was wir wie GOEBEL und andere Autoren wirklich zu sehen glauben, ist auf alle Fälle eine kongenitale Verwachsung der Fruchtblätter mit einem Achsenbecher. Aber daß dieser Becher bei *Epilobium* alle Phyllomkreise: Kelchblätter, Kronblätter, zwei Kreise von Stamina in sich schließt, trifft im *ontogenetischen* Sinn bei der geringen Dicke — er ist nur 9 Zellschichten stark — nicht zu; daß auch nur ein einziger Leitbündelkreis vorhanden ist, würde nach der Auffassung von DOUGLAS, der z. B. auch PURI (1951) zustimmt, nicht stören. Über die mutmaßlichen phylogenetischen Beziehungen soll damit nichts ausgesagt sein. — Auch LEINFELLNER gibt noch neuerdings (1954) der GOEBELschen Auffassung den Vorzug.

Was wir an der Entwicklung des Fruchtknotens bei unseren Objekten unmittelbar beobachten, ist: 1. Die Entstehung der vier Fruchtblätter als freier Primordien zwischen den Staubblättern. 2. Die Bildung von vier Scheidewänden mit Placentarleisten im Achsenbecher dort, wo am Becherrand die Ränder der Fruchtblätter liegen. 3. Die tiefe Aushöhlung des Achsengewebes in vier Zonen, die sich an die vier Fächer zwischen den freien Scheidewänden nach unten anschließen, und Bildung zentralwinkelständiger Placenten auch in diesen Aushöhlungen. Bei ganz unvoreingenommener Betrachtung müssen wir also sagen, daß die Placenten an der hohlen Achse gebildet werden. Aber weil wir Placenten im allgemeinen als Bestandteile von Fruchtblättern kennen — die Geschichte des Problems stellt PURI 1952 dar —, neigen wir dazu, in die beobachteten Erscheinungen hineinzudeuten, die hohle Achse sei vom Fruchtblattgewebe ausgekleidet, wie es z. B. GOEBEL und SCHAEFER (1890) tun. Wenn wir es ebenso halten wollen — wir sind dazu um so eher gewillt, als wir uns überzeugt haben, daß die Gewebebildung auf der Innenseite der freien Karpellprimordien mit der auf der Innenseite des Bechers durchaus übereinstimmt —, können wir die Scheidewandbildung im oberen Frucht-

knotenraum ungezwungen mit der äußeren Beflügelung von Sproßachsen vergleichen, die sich im Anschluß an die Blattränder vollzieht (vgl. z. B. TROLL, S. 275ff.), und wenn wir auch das Gewebe, das die Fächer in der unteren Zone des Fruchtknotens auskleidet, den Fruchtblättern zuteilen wollen, können wir auf die Erscheinung hinweisen, die man Berindung der Sproßachse durch die Blätter nennt (TROLL, S. 264ff.). Damit wäre den Ansprüchen der Typologie wohl Genüge getan.

Zur Stellung der Staubblätter.

Der zweite Staubblattkreis gibt sich nach der Höhe seiner Insertion nicht als ein innerer Kreis zu erkennen. Aber man wird ihn nach der Entstehungszeit doch als einen solchen anerkennen können, und dann erscheint die Alternanz der Kreise bis hierher gewahrt. Erst die Fruchtblattprimordien fallen aus der Reihe, indem sie sich den inneren Stamina und den Kronblättern opponieren. Bei *Epilobium*, nicht bei *Oenothera*, entziehen die Narben sich dieser Opposition.

RAIMANN (S. 202) sagt von den Onagraceen: „die epipetalen Staubblätter sind meist kürzer oder tiefer eingefügt" (als die episepalen). In dem aus EICHLER (S. 457) entnommenen Diagramm von *Fuchsia* („paßt auch für *Oenothera* und *Epilobium*", EICHLER) sind aber die epipetalen Stamina etwas nach *außen* gerückt, so daß echte Obdiplostemonie zustande kommt; EICHLER nennt das Andröceum auch obdiplostemon. Angenommen, sie wären wirklich tiefer eingefügt als die episepalen, so würde sie das zum *inneren* Kreis stempeln, weil die „progressive Reihenfolge" (GOEBEL) der Kreise bei der epigynen Blüte am Achsenbecher von oben nach unten führt. STRÖBL (S. 216) drückt sich sehr lakonisch aus, hat aber (als Schüler GOEBELS) die Verhältnisse wohl richtig aufgefaßt.

D. Zusammenfassung einiger wesentlicher Ergebnisse.

Die Kronblätter der cruciaten Sippen von *Epilobium* und *Oenothera* nähern sich in der Entwicklungsweise und in der fertigen Gestalt viel mehr den Kelchblättern als den normalen Petala.

Die Primordien der sepaloiden Kronblätter sind von denen der normalen zunächst nicht zu unterscheiden. Aber sehr früh, wenn das normale Petalum aus einem halbkugeligen Höcker sich zu einer flachen Schuppe umzuformen beginnt, geht das sepaloide seinen eigenen Weg. Wie beim Kelchblatt wird der Scheitel zu einer Vorläuferspitze, bei *Epilobium* noch ganz ausgeprägt, bei *Oenothera*, obwohl deren Sepalum viel länger zugespitzt ist, nur in Andeutung; im Zusammenhang hiermit eilt ein medianer Nerv rasch in die Spitze, und die Leitbündelversorgung steigt im Gegensatz zum Verhalten des normalen Kronblattes von oben nach unten ab; das gesamte Leitbündelsystem ähnelt ganz dem des Kelchblattes; die Entwicklung überholt viel früher als beim normalen Petalum die der kurzen Staubblätter; am Blattrand sind unter der Epidermis mehrere Initialenreihen nebeneinander tätig, nicht eine; die Ränder gestalten sich, wie wenn sie klappig aufeinanderstoßen wollten, wie es beim Kelch geschieht, und der Unterschied gegenüber dem Kronblatt ist, was die Randbeschaffenheit betrifft, bei *Oenothera* groß, weil hier das normale Kronblatt zuletzt nur noch durch Zellteilungen in der Epidermis sich verbreitert und auf zwei Zellschichten reduziert ist; am Grund unterbleibt in den sepaloiden Kronblättern ebenso wie in den

Sepala die starke Verdickung, die den normalen Petala, im Gegensatz zum zarten oberen Teil, eigen ist; die Epidermis der Außenseite trägt wie bei den Kelchblättern und im Gegensatz zu der normalen Corolle Haare und Spaltöffnungen; die Plastiden werden zu ansehnlichen Chloroplasten; die Zellen der beiderseitigen Epidermis wie des Mesophylls stehen in Gestalt und Größe zwischen den betreffenden Elementen von Kelch und Krone.

Die am strengsten sepaloiden Kelchblätter von *Oenothera*, wie bei *Oe. biennis cruciata*, sind schmal lineal, spitz und grün, schwächer sepalodische bei anderen Formen sind breiter, gestutzt und hellgelb. Wo die Sepala außen rotbraun gefärbt sind, können stark sepalodische Petala außen rot anlaufen, was die Kelchähnlichkeit weiter erhöht.

Bei gewissen Formen, so bei der ersten Generation des Bastardes *Oe. (atrovirens* × *biennis) pictirubata* (weniger bei den späteren Generationen), kommen alle Übergänge zwischen streng sepalodischen (schmalen grünen) und dem völlig normalen Kronblatt vor. Ein und dasselbe Petalum kann aus sepalodischen und petalodischen Gewebeanteilen zusammengesetzt sein, aber gleitende Übergänge von Grün über Gelbgrün zu Sattgelb fehlen nicht, und Hand in Hand mit der Färbung geht eine ebenso fließende Variation in der Gewebebildung. Zum Teil wird diese intraindividuelle Variabilität genotypische Grundlage haben, und damit würde sie für das Vorkommen einer schrittweisen Mutation der *Cr-cr*-Gene sprechen. Das letzte Ausklingen sepalodischer Tendenz kommt in lokaler Wachstumshemmung, die zu Schlitzung und Zähnung des Randes führt, sowie in sporadischer Behaarung zum Ausdruck.

Das kleine Spitzchen, das dem ausgerandeten Scheitel der Kronblätter einiger Oenotheren, wie Oe. Hookeri, aufgesetzt ist, wächst zu Anfang rasch, nach Art einer Vorläuferspitze, bleibt aber sehr bald hinter dem basalen Teil zurück.

Zum Leitbündelverlauf in der Blüte: In der dicken Fruchtknotenwand von *Oenothera* laufen die starken Bündel, die die Kelchblätter versorgen, und die schwachen, die in die zugehörigen Staubblätter ziehen, von unten an getrennt. In dem dünneren Fruchtknoten von *Epilobium* sind diese Bündel einfach, und erst in der Hypanthiumzone lassen sie Äste in die epipetalen Stamina eintreten. Auch in der Bündelversorgung der Petala unterscheiden sich die beiden Gattungen.

Die histogenetischen Verhältnisse stützen die Auffassung vom unterständigen Fruchtknoten der Onagraceen, die ein kongenitales Wachstum von Fruchtblattbasen und Achsenbecher annimmt.

Literatur.

Barcianu, D. P.: Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceen. Diss. (Leipzig) Naumburg 1874. — Baum, Hermine: Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle und ihre Verwendbarkeit für die Homologisierung der Kelch- und Kronblätter. Österr. bot. Z. **97**, 1—14 (1950). —

Vorläuferspitzen im Blütenbereich. Österr. bot. Z. **98**, 280—291 (1951). — Douglas, Gertrude E.: The inferior ovary. Bot. Review **10**, 126—186 (1944). — Eames, A. J., and L. H. MacDaniels: An Introduction to Plant Anatomy, 2. Aufl. New York u. London 1947. — Eichler, A. W.: Blüthendiagramme, Teil 2. Leipzig 1878. — Geerts, J. M.: Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und der partiellen Sterilität von Oenothera Lamarckiana. Rec. Trav. bot. néerl. **5**, 91—206 (1909). — Goebel, K.: Zur Entwicklung des unterständigen Fruchtknotens. Bot. Ztg **44**, 729—738 (1886). — Haecker, V.: Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena 1918. — Haustein, E.: Die Erblichkeit des cruciata-Merkmals bei den Oenotheren. Biol. Zbl. **70**, 481—516 (1951). — Hus, H.: Over sepalodie van de kroonbladen van Oenotherasoorten. Bot. Jaarboek (Gent) **13**, 1—14 (1901—1907). Nach de Vries (1903, S. 596) ist die Arbeit von Hus 1903 entstanden. — Joshi, P. C.: J. Indian bot. Soc. **32**, 17—20 (1953). Zit. bei Paech in Fortschr. Bot. **17** (1955). — Kaienburg, Anneliese: Zur Kenntnis der Pollenplastiden und der Pollenschlauchleitung bei einigen Oenotheraceen. Planta (Berl.) **38**, 377—430 (1950/51). — Leinfellner, W.: Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynoeceums an sich. Bot. Archiv **42**, 1—44 (1941). — Die Kelchblätter auf unterständigen Fruchtknoten und Achsenbechern. Österr. bot. Z. **101**, 315—327 (1954). Oehlkers, F.: Studien zum Problem der Polymerie und des multiplen Allelomorphismus. I. Z. Bot. **22**, 473—537 (1930a). — II. Z. Bot. **23**, 967—1093 (1930b). III. Z. Bot. **28**, 161—222 (1934/35). — Über die Erblichkeit des cruciata-Merkmals; eine Erwiderung. Z. Vererbungslehre **75**, 277—297 (1938). — Payer, J. B.: Traité d'Organogénie Comparée de la Fleur. Paris 1857, Atlas et Texte. — Puri, V.: The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. Bot. Review **17**, 471—553 (1951). — Placentation in Angiosperms. Bot. Review **18**, 603—651 (1952). — Raimann, R.: Onagraceae. In Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil III, Abt. VII. Leipzig 1898. — Renner, O.: Über Oenothera atrovirens und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **74**, 91—124 (1937). — Europäische Wildarten von Oenothera. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 448—466 (1942a). — Beiträge zur Kenntnis des cruciata-Merkmals der Oenotheren. IV. Gigas-Bastarde. Labilität und Konversibilität der Cr-Gene. Z. Vererbungslehre **80**, 590—611 (1942b). Renner, O., u. R. Sensenhauer: Versuche über den Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. III. Weitere Belege für somatische Konversion. Z. Vererbungslehre **80**, 570—589 (1942). — Roth, Ingrid: Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen. Planta (Berl.) **37**, 299—336 (1949). — Schaefer, B.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten. Flora (Marburg) **73**, 62—104 (1890). Schumann, K.: Beiträge zur vergleichenden Blütenmorphologie. Jb. wiss. Bot. **18**, 133—193 (1889). — Stötzer, Waldtraut: Vergleichende anatomische Untersuchungen an Oenothera-Arten und -Bastarden. Diss. Jena 1949. — Stomps, Th.: Das cruciata-Merkmal. Ber. dtsch. bot. Ges. **31**, 166—172 (1913). — Ströbl, F.: Die Obdiplostemonie der Blüten. Bot. Archiv **9**, 210—224 (1925). — Troll, W.: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. I, Teil 2. Berlin 1939. — Troll, W., u. H.-J. Meyer: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. Planta (Berl.) **46**, 286—360 (1955). — Vries, H. de: Mutationstheorie, Bd. II. Leipzig 1903. — Weisse, A.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Onagraceenblüte mit besonderer Berücksichtigung des unterständigen Fruchtknotens. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

Dr. Rose Kowalewicz, Kloster Wald (Hohenzollern).

Planta, Bd. 46, S. 604—618 (1956).

Aus den Botanischen Instituten der Universitäten München und Tübingen.

ÜBER VEGETATIVE SPOROGONBILDUNG BEI EINER DIPLOIDEN SIPPE VON GEORGIA PELLUCIDA.

Von

LEOPOLD BAUER.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 16. November 1955.)

Vegetative Sporogonbildung an diploiden Laubmoosgametophyten ist bisher nur an einem Objekt, und zwar bei *Phascum cuspidatum*, beobachtet worden (SPRINGER 1935, v. WETTSTEIN 1942). An den Blattspitzen treten keulige Verdickungen auf, die zu gut ausgebildeten Sporogonen heranwachsen können. Die Befunde wurden mit einer selbstgesammelten und diploid gemachten Sippe dieses Mooses gut reproduziert.

Abb. 1. Diploides Großchloronema mit junger Knospe (links).

Eine diploide Sippe von *Georgia pellucida* sei als weiteres Beispiel eines Laubmooses für die Fähigkeit zu vegetativer Sporogonbildung beschrieben. Über die Entwicklung des haploiden Gametophyten sind wir gut unterrichtet (BERGGREN 1870; CORRENS 1895, 1899; GOEBEL 1930; JONGMANS 1907; WALLNER 1932). Zum Verständnis der Sporogonbildung an der diploiden Sippe müssen wir kurz darauf eingehen, da sich bei dieser die gleichen Stadien wie bei der haploiden unterscheiden lassen. Wir finden zwei verschiedene Ausprägungen des Protonemas: 1. Fäden, deren Zellen zylindrische Längswände besitzen und die ca. sechsmal so lang wie breit sind (Kleinchloronema nach WALLNER); 2. Zellen mit kurzen, ausgebauchten Längswänden; sie sind zwei- bis viermal so breit wie die Kleinchloronemazellen und höchstens zweimal so lang wie breit, meist erheblich kürzer (Großchloronema nach WALLNER; vgl. Abb. 1). Nach WALLNER ist das Großchloronema das reproduktive Chloronema; es entspricht also physiologisch der Protonemaform, die bei anderen Laubmoosen als Caulonema bekannt ist

(Sironval 1947; Bopp 1954). Aus ihm gehen einerseits die „Protonemablätter" hervor, andererseits entwickelt sich an ihm die Sproßscheitelzelle. Die Großchloronemazellen können verzweigte Fäden bilden; sie erreichen aber auch oft einen höheren morphologischen Organisationsgrad („Protonemabäumchen" nach Correns; vgl. 1895, Abb. 16 der Tafel). Das Moos vermehrt sich vegetativ durch Brutkörper, die in Brutkörbchen am Ende eines beblätterten Pflänzchens, aber auch an Protonemabäumchen entstehen. Auf 1,5%igem Agar ($^1/_{10}$ Nährsalze nach Benecke; Fe als Citrat) läßt es sich leicht kultivieren; als Beleuchtung dienten Tageslicht-Leuchtstofflampen (Dauerlicht; 2000 Lux). Es ist aber bisher noch niemandem gelungen, Sprosse mit Geschlechtsorganen zu ziehen, obwohl diese in der freien Natur regelmäßig vorkommen.

Abb. 2. Diploides Großchloronema mit jungem Sporogon.

Durch Regeneration zweier junger Sporogone erhielt ich zwei diploide Klone des Mooses, die sich völlig gleich verhielten; es wurde daher nur einer weitergezogen. Er gedeiht auf dem gleichen Nährboden wie die haploide Sippe. Abgesehen von der geänderten Zell- und Organgröße, wie sie bei Chromosomenverdopplung üblich ist, zeichnet sich die diploide Sippe gegenüber der haploiden noch durch einen bemerkenswerten qualitativen Unterschied aus: Am Protonema — also rein vegetativ — können Sporogone entstehen, die unter geeigneten Bedingungen Kapseln mit reifen Sporen ausbilden. Diese Sporogonbildung tritt nicht etwa nur gelegentlich auf, sondern ist regelmäßig und oft in großer Zahl zu beobachten.

Stets nimmt die Sporogonbildung ihren Ausgang vom Großchloronema, das also auch in diesem Falle den Namen „reproduktives Protonema" zu Recht führt. Sporogonanlagen und Stämmchenknospen sind in ihren ersten Stadien nicht zu unterscheiden (vgl. Abb. 1). Der Unterschied wird erst deutlich, wenn die Anlage, die zum Stämmchen wird, nach der ersten schief gestellten Wand bald eine *drei-*

schneidige Scheitelzelle ausbildet, während die Sporogonanlage von vornherein mit einer *zweischneidigen* Scheitelzelle weiterwächst (Abbildung 2 und 3). Beide Arten von Knospen entstehen sehr häufig nicht als Seitenknospen am Protonema, wie es sonst bei den Laubmoosen üblich ist, sondern aus der Spitzenzelle eines Großchloronemaastes. Wenn Sporogone gebildet werden, ist die Differenzierung zu beblätterten Sprossen meist völlig unterdrückt.

Abb. 3. Älteres Stadium eines vegetativ entstandenen Sporogons.

Die Bedingungen für die Sporogonbildung.

Um die physiologischen Bedingungen der vegetativen Sporogonbildung kennenzulernen, wurde eine Reihe von Versuchen angestellt. Dabei zeigte sich bald, daß die Vorkultur des Protonemas bzw. der Brutkörper von größtem Einfluß auf die Reproduzierbarkeit der Versuche war. Oft war es schwierig, die „inneren" Bedingungen des zu den Experimenten herangezogenen Materials zu überschauen. Eine quantitative Übereinstimmung sonst gleicher Serien untereinander konnte daher nur selten erzielt werden, wohl aber lag das qualitative Verhalten unter gleichen experimentellen Bedingungen *stets* in der gleichen Richtung. Die mitgeteilten Protokolle beziehen sich auf typisch reagierende Versuchsreihen. Die Verschiedenheit des Ausgangsmaterials muß in der noch unkontrollierbaren Anhäufung von Wuchs- und Hemmstoffen gesucht werden. Die Flocken mancher Kulturen bildeten innerhalb weniger Tage das erste neue Protonema, andere brauchten Wochen, ehe sie die Anfangshemmung überwunden hatten. Die Brutkörper kräftiger, relativ rasch gewachsener Moospflanzen keimten innerhalb einer Woche und ihr Protonema breitete sich in der Folgezeit gut aus. Hatten sich aber die brutkörpertragenden Stämmchen selbst langsam entwickelt, war auch die Keimung ihrer Brutkörper stark verzögert, und das daraus entstehende Protonema brauchte ebenfalls Wochen, ehe es normales Wachstum zeigte, obwohl äußerlich die Brutkörper von den anderen nicht zu unterscheiden waren. In schwächerem Ausmaß variierte auch die Keimung der haploiden Brutkörper je nach Anzucht der Stämmchen.

1. Die Beeinflussung des Protonemawachstums.

a) Der Einfluß von Mikroorganismen. Da sich herausstellte, daß Wachstum und Entwicklungszustand des Protonemas ursächlich mit der Sporogonbildung zusammenhängt, wurde zunächst das Protonemawachstum studiert.

Die Sporogonregeneration gelingt normalerweise sehr schlecht; bereits CORRENS (1899) berichtet von vergeblichen Regenerationsversusuchen. Eine überraschend üppige Protonemaentwicklung erzielte ich aber nach 46 Mißerfolgen an zwei beieinanderliegenden Sporogonstücken, die durch Mikroorganismen infiziert waren. Jedoch begann die Protonemabildung erst, als der Infektionsherd eine gewisse Ausdehnung hatte. Aus der Mischkolonie wurden zwei Bakterienstämme von gelbgrauer Farbe und ein Aktinomycet, der einen gelben Farbstoff bildete, isoliert, Eine Bestimmung wurde nicht durchgeführt.

Es mag als Nebenbeobachtung erwähnt werden, daß die drei ungleichen Partner, Moos, Bakterien und Aktinomycet unter den gegebenen Kulturbedingungen im Reagenzglas eine Art Symbiose ausgebildet hatten, die als Modell für das vielfältige symbiontische Wechselverhältnis der zahlreichen Partner am natürlichen Standort gelten kann. Welche Stoffe im einzelnen zwischen den Partnern eine Rolle spielen, wurde nicht untersucht. Folgendes konnte beobachtet werden: Der Aktinomycet schädigte einerseits die älteren Protonemazellen und nützte dadurch sich selbst, besonders aber den Bakterien (Stamm I und II). Bakterienstamm I förderte andererseits das Wachstum der noch jungen Spitzenzellen des Protonemas erheblich. Wurden die „Symbionten" isoliert, ging bei *allen* das Wachstum zurück. Am besten wuchs noch der Aktinomycet, der offenbar mit den Spuren löslicher organischer Substanzen im Nährboden ganz gut auskam. Auffällig langsam wuchs nunmehr das Moos; im Verlauf eines Monats hatten die Fäden oft nur 3—10 neue Zellen gebildet. Die Bakterien gediehen auf dem verwendeten Nährboden (siehe oben) überhaupt nicht, zusammen mit dem Aktinomyceten immerhin etwas.

Es muß vorläufig offen bleiben, ob der Bakterienstamm I einen Förderstoff oder mehrere zur Verfügung stellte. Trotzdem soll der Einfachheit halber im folgenden nur von *dem* Bakterienwirkstoff gesprochen werden.

Die Beeinflussung des Protonemawachstums ist nicht an den unmittelbaren Kontakt der Mikroorganismen mit dem Moos gebunden. Das zeigt folgende Versuchsanstellung: Der in Reagenzgläsern schräg gegossene Agar wird durch eine Dialysiermembran geteilt und auf der einen Seite mit einem Gemisch der Mikroorganismen, auf der anderen Seite mit diploiden Brutkörpern beimpft. Unter diesen Bedingungen wuchs das Protonema (Kleinchloronema) innerhalb dreier Wochen zu

einem dichten Rasen heran. In der zweiten Woche konnten bis zu 1—2 Zellteilungen pro Woche gezählt werden. Die Mehrzahl der Fäden wuchs chemotropisch auf die Membran zu und sogar an ihr empor. Die Kontrollen hatten im gleichen Zeitraum im günstigsten Falle drei Zellteilungen pro Woche, meist aber erheblich weniger aufzuweisen. In den folgenden Wochen wurde das Wachstum wieder langsamer und kam sogar — auch in den Kontrollen — fast ganz zum Stillstand.

b) Der Einfluß von Indolylessigsäure. Vitamine des B-Komplexes einschließlich B_{12} und Vitamin C waren ohne nennenswerten fördernden Einfluß auf das Protonemawachstum; daß sie in unphysiologisch hohen Konzentrationen hemmend wirkten, bedarf keiner weiteren Ausführung. Ebenso regte ein Zusatz von 1% Glucose und 0,2% Asparagin das Wachstum nur wenig an.

Dagegen beschleunigte IES, ähnlich wie es HEITZ (1942), FRIES (1943) und BOPP (1953) für Sporenkeimung bzw. Protonemawachstum von Funaria hygrometrica angeben, die Keimung der Brutkörper und das Wachstum des Protonemas ganz beträchtlich, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß (ca. 20—100%). Die fördernde Konzentration war in der Regel 10^{-8}, zuweilen auch noch 10^{-9}. Gefördert war die Teilungsgeschwindigkeit, kaum dagegen die Zellänge. — In einer Serie, in der auch die Kontrollbrutkörper nur sehr zögernd keimten, hatte 10^{-7} die stärkste fördernde Wirkung. Entweder war in diesem Fall in den verwendeten Brutkörpern der IES-Ausgangsspiegel geringer als in den anderen Serien, oder eine größere Menge Hemmstoffe mußte durch eine größere Menge Wuchsstoff kompensiert werden. Die Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-5} hemmten das Protonemawachstum und die Brutkörperkeimung. In der Konzentration 10^{-5} begannen erst nach 6 Wochen die ersten Nematogone auszutreiben. Es ist nicht untersucht worden, ob nach dieser Zeit der Nährboden noch die hohe Anfangskonzentration des Wuchsstoffes besaß, oder ob nach einer weitgehenden Photoinaktivierung der IES eine Sekundärhemmung an die Stelle der primären IES-Hemmung getreten war.

Da die Röhrchen nach Abschluß des Versuchsprotokolls noch weiter beobachtet werden sollten, war es nicht gut möglich, den Protonemazuwachs quantitativ zu bestimmen. Er wurde daher abgeschätzt. Diese qualitative Feststellung genügte für die Fragestellung vollständig. Trotz der großen Schwankungsbreite war es deutlich, daß in den Versuchen mit dem Bakterienwirkstoff die Wachstumsförderung stärker war als in den IES-Versuchen. Über die Identität beider Stoffe kann man daher noch nichts Endgültiges sagen. Der Unterschied in der Wirkungsstärke braucht aber nicht dagegen zu sprechen, daß auch im Bakteriendiffusat die wirksame Komponente IES ist. Es kann sein, daß es sich dabei nur um einen Dosierungseffekt handelt. Denn es ist etwas ganz

anderes, ob der Wirkstoff dauernd, vielleicht langsam ansteigend, nachgeliefert oder aber in einmaliger Menge dargeboten wird, die sich durch Photoinaktivierung ständig verringert.

c) Der Einfluß von Stoffwechselprodukten. In allen Kulturen wurde immer wieder beobachtet, daß einem anfänglich guten Wachstum eine Wachstumshemmung folgte. Diese Erscheinung war unabhängig davon, ob die Protonemen mit oder ohne Wirkstoff wuchsen. Man könnte zunächst an eine Erschöpfung der Nährsalze denken. In der Tat besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt des Hemmungseintritts und der Konzentration der gesamten oder einzelner Nährsalze. Insbesondere kann eine höhere Stickstoffgabe die gute Wachstumsphase des Protonemas verlängern. Nährsalzmangel kann aber nicht die direkte Ursache der progressiven Wachstumshemmung sein, denn bereits gehemmtes Protonema wächst auf extrem nährstoffarmem Nährboden zunächst gut an, wird also sogar enthemmt.

Eine deutliche p_H-Verschiebung des Nährbodens während der Kultur konnte mit Spezialindikatorpapier (Riedel-de Haen) nicht nachgewiesen werden; davon kann also die beobachtete Wachstumshemmung auch nicht ausgehen. Es ist aber durchaus zu erwarten, daß sich eine merkliche Erhöhung der C_H des an sich saueren Nährbodens ebenfalls wachstumshemmend auswirken würde.

Eine progressive Wachstumshemmung in Reagenzglaskulturen ist bei Bakterien und Pilzen lange bekannt und wird auf Anhäufung von Stoffwechselprodukten zurückgeführt. Bei den Laubmoosen ist sie nicht auf *Georgia* beschränkt sondern ein ganz allgemeine Erscheinung, und man muß dafür ebenfalls eine Anreicherung von noch nicht identifizierten Stoffwechselprodukten im Substrat verantwortlich machen (vgl. auch E. u. O. Pringsheim 1935). Die Nährsalzbilanz beschleunigt oder hemmt lediglich die Hemmstoffproduktion. Vielleicht ist es auch nur ein einziger Hemmstoff. Solange aber die Identifizierung noch aussteht, soll die Möglichkeit der Existenz mehrerer Hemmstoffe noch offen gelassen werden. Ebenso bedarf es der Klärung, ob in den verschiedenen Verwandtschaftskreisen verschiedene hemmende Stoffwechselprodukte produziert werden.

Die Anwesenheit eines stofflichen Hemmfaktors kann man z. B. dadurch zeigen, daß man Agar, auf dem bereits Protonema gewachsen war, mit neuem Nährboden mischt. Impft man darauf Protonema, dann wird es schon von Anfang an deutlich gegenüber der Kontrolle gehemmt, die nur frischen Nährboden enthält. Andererseits läßt sich die Hemmstoffkonzentration im Nährboden durch häufiges Überimpfen (bei *Georgia* genügt einmal pro Woche) auf einem Minimum halten. Dann erzielt man ein gleichmäßiges Wachstum des Kleinchloronemas; Großchloronema und Protonemablätter werden nur noch selten angelegt.

2. Die Förderung der Sporogonbildung durch Mikroorganismen

Die ersten vegetativ gebildeten Sporogone wurden in den noch nicht gereinigten Mischkulturen gefunden; sie traten hierin sehr reichlich auf. Nach Befreiung von den Begleitorganismen ging nicht nur das allgemeine Wachstum, sondern auch die Sporogonbildung zurück. Wuchs dagegen das gereinigte Protonema mit den Mikroorganismen gemeinsam in einem Kulturgefäß — getrennt durch eine Dialysiermembran — dann erhoben sich nach 4—5 Wochen, wenn die allmähliche Förderung des Chloronemawachstums einer allmählich steigenden Hemmung Platz machte, wieder reichlich Sporogone aus dem Agar.

Zwei Serien sollen das veranschaulichen: Es wurden Protonemaflocken verwendet, die aus vier Wochen vorher gekeimten Brutkörpern entstanden waren. Es wurde darauf geachtet, daß die Flocken annähernd die gleiche Anfangsgröße hatten und daß zu Versuchsbeginn noch keine Sporogonknospen angelegt waren. Großchloronemazellen waren in den Flocken beider Serien schon vereinzelt zu sehen. Serie 1 bestand aus 11 Reagenzgläsern mit insgesamt 41 Flocken. Der schräg gegossene Agar war der Länge nach in der Mitte durch eine Dialysiermembran geteilt; auf der einen Seite wuchs ein Gemisch obiger Mikroorganismen, auf der anderen Seite das Protonema. Serie 2 umfaßte 10 Reagenzgläser mit insgesamt 40 Flocken. Der Agar enthielt außer den üblichen Nährsalzen keinerlei Zusätze. Die Protokolle sind in Tabelle 1 und 2 zusammengefaßt.

Tabelle 1. *Diploide Protonemen von Georgia, nach einem Wachstum von 5 Wochen auf 1/10 Benecke-Agar (1,5%) unter Wuchsstoffversorgung durch Mikroorganismen.*

Bildung von Sporogonen am Protonema	Anzahl der Protonemaflocken	Bemerkungen
keine	3	Davon 1 seit Versuchsbeginn kaum gewachsen; 2 mit kräftigen beblätterten Pflanzen mit Brutkörpern.
schwache	1	
mäßige	3	In allen Kulturen der Serie auch Bildung von Protonemablättern.
gute	10	
starke	18	
sehr starke	6	

Um einen ungefähren Anhalt über die Intensität der Sporogonbildung zu bekommen, bestimmte ich die Flächenausdehnung der einzelnen Flocken und die Zahl der darin gewachsenen Sporogone und berechnete daraus die Sporogonzahl pro cm². Ca. 1 Sporogon pro cm² wurde als schwache, 2—4/cm² als mäßige, 5—8/cm² als gute, 9—12/cm² als starke und mehr als 12/cm² als sehr starke Sporogonbildung bezeichnet. Die

Tabelle 2. *Diploide Protonemen von Georgia, nach einem Wachstum von 5 Wochen auf 1/10 Benecke-Agar (1,5%) ohne Wirkstoffzusatz.*

Bildung von Sporogonen am Protonema	Anzahl der Protonema-flocken	Bemerkungen
keine	4	ohne Protonemablätter
keine	15	zahlreiche, große Protonemablätter
keine	16	wenige, schmale Protonemablätter
schwache	3	wenige, schmale Protonemablätter
mäßige	2	wenige, schmale Protonemablätter

qualitative Bewertung soll gleichzeitig ein Bild davon geben, wie stark im allgemeinen die Sporogonbildung zu sein pflegt.

Es lassen sich demnach zwei positive Wirkungen, die von den Mikroorganismen ausgehen, unterscheiden: Förderung des Protonemawachstums *und* der vegetativen Sporogonbildung.

3. Die Förderung der Sporogonbildung durch Indolylessigsäure.

Abgesehen von der quantitativen Differenz zwischen Bakterienwirkstoff- und IES-Effekt sind die qualitativen Beobachtungen die gleichen. Die weiteren Einzelheiten sollen im folgenden lediglich an den Versuchen mit IES dargestellt werden.

IES förderte, wie oben dargelegt, in bestimmten Konzentrationen das Wachstum des Protonemas. Solange das gute Wachstum anhielt, war jedoch nie eine Sporogonbildung zu beobachten. Nach drei Wochen war meist sowohl in den Wuchsstoff enthaltenden Röhrchen als auch in den Kontrollen der Zuwachs an Kleinchloronema nur noch gering. Dafür sah man jetzt häufiger die Neubildung von Großchloronemazellen und -ästen, aus denen in den IES-freien Kontrollen und in den IES-Konzentrationen 10^{-9}—10^{-8} zahlreiche flächig ausgebreitete Protonemablätter wuchsen. In den Konzentrationen 10^{-7}—10^{-5} waren die Protonemablätter nur sehr schmal und gedrungen und wiesen alle Übergänge zu Protonemabäumchen auf, die Correns als gehemmte Zwischenformen zwischen Protonema und Stämmchen anspricht.

In der vierten Woche trat zuerst in den Röhrchen mit der IES-Ausgangskonzentration 10^{-8} gute Sporogonbildung auf, die sich in den folgenden Wochen noch verstärkte. Bei 10^{-7} und 10^{-9} war der Unterschied zur Kontrolle, die nach Abschluß der fünften Woche mit mäßiger Sporogonbildung begann, nicht ausgeprägt. In den Konzentrationen 10^{-6} und 10^{-5} wurden nach 5—6 Wochen vereinzelte Sporogonanlagen gebildet; sie blieben aber auf einem frühen Stadium stecken.

4. Die Abhängigkeit der Sporogonbildung von Stoffwechselprodukten.

Bereits bei der Besprechung der Sporogonbildung unter Wuchsstoffeinfluß wurde darauf hingewiesen, daß der fördernde Effekt erst sichtbar

wurde, wenn die ursprüngliche Stimulation des Wachstums einer Hemmung Platz gemacht hatte. Wurde das Moos ganz ohne Wirkstoff kultiviert, traten die ersten Sporogone erst auf, wenn das an sich mäßige Wachstum noch langsamer wurde. In allen Fällen liefen also Hemmung des Protonemawachstums durch Stoffwechselprodukte und Bildung von Sporogonanlagen parallel. Daß es sich nicht nur um ein zufälliges zeitliches Zusammentreffen, sondern um eine ursächliche Verknüpfung handelt, kann man in der Weise zeigen, daß man den Nährboden *mit oder ohne* Wirkstoff im Abstand von 6—7 Tagen ständig erneuert. Dadurch wird, wie oben dargelegt, die Anreicherung von Hemmstoffen im Substrat verhindert. Nunmehr ist die Sporogonbildung völlig unterbunden. Bei Zugabe optimaler Wirkstoffkonzentrationen (vgl. oben) bleibt lediglich die Förderung des Protonemawachstums erhalten. Die Versuche hatten die Dauer von sieben Monaten.

5. Die Abhängigkeit der Sporogonbildung von der Hydratur.

Über einen Einfluß der Hydratur auf Differenzierungsvorgänge ist schon verschiedentlich berichtet worden (vgl. WALTER 1946; BÜNNING 1953). Durch F. v. WETTSTEIN wissen wir, daß auch die vegetative Sporogonbildung bei *Phascum cuspidatum* durch relativ trockene Kulturbedingungen gefördert wird. — Auf Grund dieser Erfahrungen wurde auch die Abhängigkeit der Sporogonbildung am Protonema von *Georgia* — zunächst qualitativ — geprüft. Folgende Versuchsanstellung wurde gewählt: Protonemaflocken, die ohne Wirkstoff auf 1/10 Benecke-Agar (1,5%) vorkultiviert waren, wurden geteilt und 1. auf 3%igen, 2. auf 1%igen Agar übertragen. Die Wattestopfen der Kulturröhrchen wurden durch Stanniolhütchen abgedichtet, damit die Feuchtigkeitsverluste während der Versuchsdauer möglichst gering waren. Das Ergebnis wurde in Tabelle 3 ausgewertet. Die Förderung der Sporogonbildung durch herabgesetzte Hydratur ist deutlich.

Tabelle 3. *Protonemaflocken von Georgia nach vorherigem Wachstum auf 1,5%igem Agar; a) auf 3%igem, b) auf 1%igem Agar weiterkultiviert. Versuchsdauer 5 Wochen.*

Bildung von Sporogonen am Protonema	Anzahl der Flocken	Bemerkungen
a) keine	19	
schwache	10	
mäßige	8	
gute	9	wenige und schmale Protonemablätter
starke	7	
sehr starke	—	
b) keine	46 (Gesamtzahl)	wenige, aber breite Protonemablätter

6. Die Weiterentwicklung der Sporogone.

Die Seten der vegetativen Sporogone können die gleiche Länge erreichen, welche sie nach LIMPRICHT auch am natürlichen Standort haben (10—20 mm). Wurden die Kulturen dauernd bei einer Temperatur von 20—22° C gehalten, dann schwollen die Sporogonspitzen in den meisten Fällen auch nach Monaten nicht zu einer Kapsel an, sondern wurden schließlich braun und starben ab. Nur in alten Röhrchen mit austrocknendem Agar kam es gelegentlich zu einer Anschwellung, ohne daß aber typisches Kapselgewebe oder gar Sporen gebildet wurden. Überführte ich aber die jungen Sporogone in eine Temperatur von 10—15° C, dann ging die Entwicklung weiter. Zwar durchliefen auch jetzt nicht sämtliche Sporogone alle Differenzierungsstufen, aber ein gewisser (wechselnder) Prozentsatz brachte es stets bis zur Ausbildung einer Kapsel (Abb. 4). Die Kapselform glich fast der im normalen Entwicklungsgang gebildeten; die Abweichungen dürften durch das Fehlen der Kalyptra bedingt sein. In drei von 20 untersuchten Kapseln befanden sich keimfähige Sporen, in sechs nichtkeimfähige Sporen, in den übrigen nicht einmal Sporen oder sporogenes Gewebe.

Abb. 4. Vegetativ entstandene Sporogone mit reifen Kapseln.

Aus den Sporen wurden wieder völlig normale Moospflanzen gezogen, die in ihrem Aussehen und Verhalten ganz der haploiden Sippe glichen. Es hatte demnach die Reduktionsteilung stattgefunden. Ganz entsprechend fand auch SPRINGER, daß in den vegetativ entstandenen Sporogonen von *Phascum* die Reduktionsteilung mehr oder weniger normal verlaufen kann. *Georgia* dürfte sich in gleicher Weise wie *Phascum* zum Studium der entwicklungsphysiologischen Grundlagen der Reduktionsteilung eignen.

Besprechung der Ergebnisse.

1. Zur Morphologie der vegetativen Sporogonbildung.

Bemerkenswert ist, daß zum Unterschied von *Phascum* die Sporogonbildung am Protonema stattfindet. Statt Stämmchenknospen werden Sporogonknospen angelegt. Nicht immer entsteht bei den Stämmchenknospen die dreischneidige Scheitelzelle gleich in den ersten Teilungsschritten; vielfach sieht man auch, daß die Zellwände sich erst einige

Zellteilungsfolgen lang nach Art einer zweischneidigen Scheitelzelle treffen, ehe die Zelle die typische dreischneidige Gestalt annimmt[1]. Ähnliche Verhältnisse haben bereits MÜLLER-THURGAU (1874, S. 493) und ZEDERBAUER (1902, S. 98) bei anderen Objekten beobachtet, und CORRENS weist darauf hin, daß beim Übergang vom Protonema der Laubmoose in ein Stämmchen meist deutlich ein zweischneidiges Stadium der Scheitelzelle dem dreischneidigen *vorausgeht*. Dieser Zustand ist sicher der ursprünglichere und der Fall, daß bereits in den ersten Teilungsschritten der sich vorwölbenden Papille (bzw. der sich umwandelnden Spitzenzelle) die dreischneidige Scheitelzelle fertig ist, eine abgeleitete Abkürzung des Differenzierungsvorganges. Man könnte demnach die vegetative Sporogonbildung bei *Georgia* so auffassen, daß primär die Weiterdifferenzierung der zwei- zur dreischneidigen Scheitelzelle unterbunden wird. Aus dem Unterschied der daraus resultierenden Zellteilungsfolge würde sich dann zwangsläufig eine anderes morphologisches Gebilde ergeben. Es müßte allerdings der jungen Anlage schon die Tendenz zur Sproßbildung innewohnen, damit die Tätigkeit der zweischneidigen Scheitelzelle nicht zu einem flächigen Gebilde nach Art des Moosblättchens führt.

Wenn man die dreischneidige Scheitelzelle der Laubmoose auch in phylogenetischer Hinsicht als die abgeleitete ansieht, dann hätte das Stämmchen des Gametophyten ursprünglich ebenfalls eine Gestalt gehabt, die durch eine zweischneidige Scheitelzelle bedingt war, und die beiden Generationen hätten sich vielleicht anfangs ähnlicher gesehen als heute. Doch soll dieser Gedanke hier nicht näher ausgeführt werden.

2. Zur Physiologie der vegetativen Sporogonbildung.

a) Alterung des Protonemas und Sporogonbildung. Von *Georgia* und anderen Laubmoosen werden Stoffwechselprodukte in den Nährboden abgegeben, die zu einer allmählichen Selbstvergiftung führen: Zuerst verlangsamt sich die Zellteilungstätigkeit, und schließlich kommt es zu einer pathologischen Veränderung des Zellinhaltes mit anschließendem Zelltod. Ein optimales und unbegrenztes Protonemawachstum läßt sich nur dadurch erreichen, daß man den Nährboden ständig erneuert und so die Hemmstoffanreicherung verhindert. Dabei unterbleiben aber auch alle weiteren Differenzierungsprozesse (Großchloronema bzw. Caulonema, Knopsen). Wenn man die Differenzierung als einen natürlich ablaufenden Alterungsprozeß ansieht, dann stehen die hemmenden Stoffwechselprodukte in direkter Beziehung zum Alterungsprozeß. Geht die Alterung zu rasch, bzw. reichern sich die Stoffwechselprodukte zu schnell an, dann altert und stirbt das Protonema, ohne daß weitere Differen-

[1] Besonders auch in der haploiden Sippe, bei der man sicher sein kann, daß aus der jungen Knospe ein Stämmchen und kein Sporogon wird.

zierungsstufen erreicht werden. Es kommt also darauf an, daß der Alterungsprozeß so langsam vor sich geht, daß gewisse, für die Differenzierung wichtige Reifestadien nicht übersprungen werden. — Auch v. Wettstein berichtet, daß ein gewisses Alter der Pflanzen für die Bereitschaft zur Sporogonbildung an den Blattspitzen von *Phascum cuspidatum* notwendig ist.

Interessanterweise treffen aber bei *Georgia* die Alterungssymptome, wie Einschränkung des Wachstums und allmähliche Degeneration, zunächst nur für die Differenzierungsstufe des Protonemas zu. Die Umdifferenzierung zu Sporophytengewebe bedeutet nämlich für die Zellen eine Art Verjüngungsprozeß: das junge Sporogon wächst jetzt sehr rasch heran. Sein Stoffwechsel ist offenbar weniger empfindlich gegenüber den hemmenden Stoffwechselprodukten als der des Protonemas.

b) Zusammenwirken von Hemmfaktoren und Wuchsstoff. Zwei ihrer Natur nach völlig verschiedene Hemmfaktoren haben qualitativ den gleichen Effekt: Stoffwechselprodukte (stofflicher Faktor) und herabgestzte Hydratur (physikalischer Faktor). Beide wirken sich in einer Hemmung des Wachstums aus. Die Hemmung braucht aber nicht die Wachstumsprozesse im engeren Sinne spezifisch zu treffen (was vor allem bei dem physikalischen Faktor nicht erwartet werden kann), denn das ganze Stoffwechselgeschehen ist ja so eng verflochten, daß sich die Hemmung fast jedes Prozesses irgendwie auf das Wachstum auswirken muß. Man kann vorläufig mit der Annahme auskommen, daß auch die Wirkung der Hemmstoffe relativ unspezifisch ist. Auch bei einer allgemeinen Hemmung des Gesamtstoffwechsels werden nicht alle Prozesse gleichmäßig betroffen, so daß eine qualitative Verschiebung des Stoffwechsels eintritt, die sich letzten Endes in Differenzierungsprozessen auswirkt.

So gesehen ist es auch kein Paradoxon, daß Stoffwechselantagonisten, wie hemmende und fördernde Substanzen des Wachstums, gleichermaßen die vegetative Sporogonbildung fördern. Denn IES ist ja nicht lediglich ein Katalysator der Zellstreckung, sondern greift in einen mehr zentral gelegenen Prozeß ein, wie z. B. die Förderung der Zellteilung bei *Funaria* zeigt (Bopp, vgl. auch Kandler und Vieregg 1953). Vielleicht ist IES beim Aufbau bestimmter plasmatischer Komponenten irgendwie beteiligt und katalysiert ihre Bildung auch dann, wenn diese unter dem Einfluß hemmender Faktoren eine qualitativ andere Zusammensetzung erhalten. Eine wesentliche Rolle des Wuchsstoffes dürfte darin bestehen, trotz Hemmung des Stoffwechsels eine gewisse Mindestaktivität zu gewährleisten, damit die Prozesse in der modifizierten Richtung auch wirklich ablaufen. IES wäre dann der Motor, die Hemmfaktoren die Weichen des Differenzierungsstoffwechsels.

Zu diesen unspezifischen Faktoren muß allerdings noch eine spezifische Komponente treten, die in der genetischen Konstitution verankert ist.

Wenn die jungen Sporogone einmal angelegt sind, bedarf es nicht mehr der induzierenden Faktoren. Sie wachsen auch auf frischem, IES- und Hemmstoff-freien Agar oder sogar unter Wasser heran. *Georgia* verhält sich also etwas anders als *Phascum*, dessen blattbürtige Sporogone im feuchten Medium labil sind und zur Differenzierungsstufe des Gametophyten umschlagen. Bei *Georgia* ist in jahrelangen Versuchen nie ein derartiger Umschlag beobachtet worden. Die der Scheitelzelle aufgeprägte Entwicklungstendenz ist hier stabil und irreversibel.

Es ist die Frage, ob die Herbeiführung eines bestimmten anatomischen Startzustandes (zweischneidige Scheitelzelle) das Wesen dieser Dauermodifikation ausmacht. Oben war der Gedanke ausgesprochen worden, daß die Aufrechterhaltung der zweischneidigen Scheitelzelle zwangsweise wegen der damit verbundenen anderen Zellteilungsfolge (und im Zusammenhang damit natürlich auch wegen der andersartigen gegenseitigen korrelativen Beeinflussung der Zellen) eine veränderte Gestalt des Sprosses — in Form des Sporophyten — nach sich ziehen müsse. Es ist aber zu überlegen, ob die anatomische Form der zweischneidigen Scheitelzelle — einmal induziert — sich selbst erhalten kann, wenn der durch die Außenfaktoren aufgeprägte Plasmazustand sich wieder ändert. Es sei hier noch einmal daran erinnert, daß sich bei der normalen Determinierung der Stämmchen vielfach deutlich vor dem Stadium der dreischneidigen Scheitelzelle ein solches mit zweischneidiger unterscheiden läßt. Es scheint demnach das zweischneidige Stadium der Sproßscheitelzelle von sich aus doch nicht genügend Eigenstabilität zu besitzen.

Ich möchte vielmehr als Arbeitshypothese die Auffassung vertreten, daß der durch Außenfaktoren gebildete plasmatische Faktor sich nunmehr selbst zu reproduzieren vermag und für die Stabilität des zweischneidigen Zustandes der Scheitelzelle sorgt. Nicht ein „Determinationsstoff" im Sinne v. WETTSTEINs, sondern eine plasmatische Dauermodifikation wäre demnach die physiologische Grundlage der Sporogonbildung.

3. Die Parallelität zwischen Stämmchen- und Sporogonbildung.

Ganz entsprechende Überlegungen hätten auch für die Bildung und Aufrechterhaltung der *dreischneidigen* Scheitelzelle des Moosstämmchens zu gelten: Auch diese steht in kausaler Beziehung zu bestimmten plasmatischen Zuständen. Der Übergang von der zweischneidigen in die dreischneidige Scheitelzelle, von dem oben die Rede war, macht deutlich, daß die plasmatischen Voraussetzungen des einen Zelltyps als Vorstufe

des anderen fungieren können, bzw. daß Stämmchen- und Sporogonanlage eine weitgehend gemeinsame physiologische Vorgeschichte haben.

Gestützt wird diese Auffassung durch Beobachtungen, die in anderem Zusammenhang bei der Kultur verschiedener Laubmoose gemacht wurden. Die gleichen Faktoren nämlich, die in dieser Arbeit bei *Georgia* für die Sporogondeterminierung als wichtig erkannt wurden, fördern bei anderen Moosen ganz eindeutig die Knospenbildung der Stämmchen:

1. Sie kann durch ständige, kurzfristige Erneuerung des Nährbodens (mit und ohne Wuchsstoff) unterdrückt werden, ist also in der gleichen Weise wie die Sporogonknospen von Hemmstoffen abhängig.

2. Ihre Bildung wird durch Bakterienextrakte (Bauer 1942) und IES gefördert; auch das IES-Optimum ist für beide Arten von Knospen etwa dasselbe (vgl. Bopp 1953).

3. Herabgesetzte Hydratur fördert ebenfalls die Neubildung von Stämmchenknospen. Gießt man Schrägagarröhrchen und läßt sie einige Zeit stehen, bis sich ein gewisser Austrocknungsgradient eingestellt hat, dann tritt die erste Knospenbildung stets in einer bestimmten Austrocknungszone auf, die für die einzelnen Moose etwas verschieden sein kann.

Zusammenfassung.

1. Das diploide Protonema von *Georgia pellucida* vermag unter Auslassung der Differenzierungsstufe der beblätterten Pflanze vegetativ Sporogone zu bilden. Die Sporogonknospen nehmen ihren Ausgang von der „Großchloronema"form des Protonemas, die in der haploiden Phase die Stämmchen anlegt.

2. Diese Sporogone können zur Bildung von Kapseln schreiten, in denen zuweilen nach Reduktionsteilung keimfähige Sporen gebildet werden. Meist ist jedoch die Reduktionsteilung unterbunden oder gestört.

3. Für die Differenzierung der Sporogonanlagen sind Stoffwechselprodukte von Bedeutung, die als Hemmstoffe des Wachstums auftreten und sich im Nährboden anreichern.

4. Herabgesetzte Hydratur begünstigt ebenfalls die Anlegung von Sporogonen.

5. Auch IES fördert die Bildung von Sporogonknospen. Das Optimum schwankt etwas, liegt aber meist bei einer Konzentration von 10^{-8}.

6. Hemmfaktoren und Wuchsstoff müssen für das Zustandekommen der Sporogondifferenzierung in einem wohlausgewogenen Gleichgewicht stehen; allein vermag keiner der Faktoren die Sporogonbildung anzuregen.

7. Die Differenzierungsstufe des Sporophyten ist nach Änderung der induzierenden Außenfaktoren stabil.

8. Es wird angenommen, daß der morphologischen Umdifferenzierung eine qualitative Umbildung plasmatischer Strukturelemente entspricht, die sich durch Selbstreproduktion als Dauermodifikation erhalten.

9. Auf die Parallelität der Differenzierungsvoraussetzungen der Stämmchen- und Sporogonknospen wird hingewiesen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für Gewährung einer Sachbeihilfe zu den Untersuchungen.

Literatur.

Bauer, L.: Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. Flora (Jena) **136**, 30—84 (1942). — Berggren, S.: Studier öfver mossornas byggnad och utveckling. II. Tetraphideae. Lunds Univ. Arsskr. **7** (1870). — Bopp, M.: Die Wirkung von Heteroauxin auf Protonemawachstum und Knospenbildung von Funaria hygrometrica. Z. Bot. **41**, 1—16 (1953). — Ein Beitrag zur Differenzierung im Moosprotonema. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 176—183 (1954). — Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Correns, C.: Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899. — Über die Brutkörper der Georgia pellucida und der Laubmoose überhaupt. Ber. dtsch. bot. Ges. **13**, 420—432 (1895). — Fries, N.: Über die Wirkung von Heteroauxin auf das Protonema von Funaria hygrometrica. Naturwiss. **43**, 439—440 (1943). — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., zweiter Teil: Bryophyten-Pteridophyten. Jena 1930. — Heitz, E.: Die keimende Funariaspore als physiologisches Versuchsobjekt. Ber. dtsch. bot. Ges. **40**, 17—27 (1942). — Jongmans, W. S.: Über Brutkörper bildende Laubmoose. Rec. Trav. bot. néerl. **3**, 67—162 (1907). — Kandler, Otto, u. Antonie Vieregg: Über den Einfluß von β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613—641 (1953). — Limpricht, K. G.: Die Laubmoose Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, Bd. 4/II von Rabenhorsts Kryptogamenflora. Leipzig 1895. — Müller-Thurgau, H.: Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose (Protonema und Rhizoide). Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 475—499 (1874). — Pringsheim, E. u. O.: Physiologische Studien an Moosen. 3. Mitt. Die Züchtung von Laubmoosprotonemen im Dunkeln. Jb. wiss. Bot. **82**, 311—332 (1935). — Sironval, C.: Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de Funaria hygrometrica L. Bull. Soc. roy. bot. Belg. **79**, 48 (1947). — Springer, E.: Über apogame (vegetativ entstandene) Sporogone an der bivalenten Rasse des Laubmooses Phascum cuspidatum. Z. Vererbungslehre **69**, 249—262 (1935). — Wallner, J.: Zur Klärung der Frage nach dem morphologischen Wert der Protonemabäumchen von Georgia pellucida. Hedwigia **62**, 175—182 (1932). — Walter, H.: Die Grundlagen des Pflanzenlebens und ihre Bedeutung für den Menschen. Einführung in die Botanik für Studierende der Hochschulen. Stuttgart 1946. — Wettstein, Fr. v.: Über einige Beobachtungen und experimentelle Befunde bei Laubmoosen. Ber. dtsch. bot. Ges. **60**, 394—414 (1942). — Zederbauer, E.: Untersuchungen über Anlage und Entwicklung der Knospen an den Vorkeimen einiger Laubmoose. Österr. bot. Z. **52**, 45, 96 (1902).

Priv.-Doz. Dr. L. Bauer, Tübingen, Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 46, S. 619—642 (1956).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München.

ÜBER DIE WIRKUNGEN DER β-INDOLYLESSIGSÄURE AUF DEN STOFFWECHSEL VON AVENAKOLEOPTILEN.

Von

MARTIN BUSSE und OTTO KANDLER.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. November 1955).

Die von COMMONER u. THIMANN (1941) festgestellte Tatsache, daß ß-Indolylessigsäure (IES) die Atmung von Zylindern aus der Avenakoleoptile zu steigern vermag, gab zu einer größeren Anzahl von Untersuchungen über diese Wuchsstoffwirkung Anlaß. Dabei wurden die verschiedensten Reaktionsschritte des hydrolytischen und oxydativen Kohlenhydratabbaues mit der primären Wuchsstoffwirkung in Zusammenhang gebracht. So untersuchten z. B. SMITH, LANGELAND u. STOTZ (1947) den Einfluß von IES auf die Diastase, ANKER (1953) ihren Einfluß auf die Amylase. COMMONER u. THIMANN suchten den Angriffspunkt von IES mehr bei den Endgliedern des oxydativen Abbaues. Sie glaubten, daß der Umsatz von Äpfelsäure und anderen C_4-Säuren des Citronensäurecyclus von besonderer Bedeutung für das Streckungswachstum sei, und man hat aus diesen Vorstellungen heraus vielfach eine spezielle „Wachstumsatmung" postuliert (vgl. SÖDING 1952, BÜNNING 1953). In gleicher Richtung liegt die Arbeit von BERGER u. AVERY (1943), die sich mit dem Einfluß von IES auf die Dehydrasen des Citronensäurecyclus beschäftigten.

In neuerer Zeit wird der Angriffspunkt des Wuchsstoffes allerdings auch vielfach an einer wesentlich zentraleren Stelle des Atmungsstoffwechsels, nämlich beim Umsatz der Brenztraubensäure und der dabei entstehenden aktivierten Essigsäure gesucht. Diese Vermutung äußerten erstmals THIMANN u. BONNER (1949) im Anschluß an eine Reihe von Versuchen über die Wirkung verschiedener Gifte auf das Wachstum isolierter Pflanzenteile. Die Aufhebung der IES-bedingten Wachstumshemmung isolierter Wurzeln durch hohe Dosen von Vitamin B_1, welches an der oxydativen Decarboxylierung der Brenztraubensäure beteiligt ist, veranlaßte auch KANDLER (1953a) zu ähnlichen Vorstellungen. NANCE u. PERLIS (1955) glaubten auf Grund ihrer Versuche über den Einbau von markiertem Acetat, daß ein Zusammenhang zwischen IES-Wirkung und Acetylierung besteht. So heterogen diese und eine große Anzahl ähnlicher Arbeiten auch sein mögen, eines ist ihnen gemeinsam: die Annahme, daß der Wuchsstoff primär die Atmung beschleunigt und erst in Abhängigkeit davon das Streckungswachstum.

Bonner, Bandurski u. Millerd (1953) und French u. Beevers (1953) vertreten hingegen die Ansicht, daß die Wuchsstoffe Katalysatoren spezieller Streckungsprozesse seien und daß die wuchsstoffbedingte Atmungsförderung erst sekundär durch den erhöhten Energiebedarf des gesteigerten Wachstums zustande käme. Sie stützen sich dabei im wesentlichen auf die Tatsache, daß das Entkopplungsgift Dinitrophenol die IES-bedingte Wasseraufnahme von Knollengewebe von Tobinambur bzw. die IES-bedingte Streckung von Maiskoleoptilen verhindert. Da aber die Versuche mit Dinitrophenol immer nur Analogieschlüsse auf die Wirkungsweise des Wuchsstoffes gestatten, deren Zulässigkeit an sehr weitgehende theoretische Voraussetzungen gebunden ist, schien es uns von Interesse den Kausalzusammenhang zwischen IES-bedingter Atmungs- und Wachstumsförderung mit einer von diesen Annahmen unabhängigen Methode zu untersuchen.

Zu diesem Zweck wurde die Kinetik der wuchsstoffbedingten Atmungs- und Wachstumsförderung in kurzfristigen Messungen während der ersten Stunden der Wuchsstoffeinwirkung verfolgt. Es sollte festgestellt werden, ob die beiden Wuchsstoffwirkungen synchron oder zeitlich gegeneinander verschoben ablaufen und welcher der beiden Effekte früher in Erscheinung tritt.

Wenn die Atmungsförderung tatsächlich, wie nach den Ansichten von Bonner u. Mitarb. bzw. French u. Beevers zu erwarten wäre, verzögert auftritt, so erhebt sich die Frage, welcher Teilvorgang des Wachstums diesen Atmungsanstieg verursacht. Seit einiger Zeit werden zwei für das Wachstum zweifellos unentbehrliche Vorgänge als primäre Wuchsstoffwirkung diskutiert: vermehrte Wasseraufnahme und aktives Wandwachstum.

Erstere soll mit Hilfe der Atmungsenergie betrieben werden und der Atmungssteigerung weitgehend parallel laufen. Bonner u. Mitarb. (1953) geben an, daß Scheibchen aus dem Knollengewebe von Tobinambur auch aus stark hypertonischen Lösungen in Gegenwart von IES noch Wasser aufnehmen. Allerdings hat dieser Befund sehr an Beweiskraft verloren, nachdem Burström (1953) zeigen konnte, daß der von Bonner u. Mitarb. als Plasmolytikum verwendete Mannit entsprechend dem Konzentrationsgradienten in die Zellen des Gewebes von Tobinambur eindringt, so daß sich während des Versuchs die osmotischen Verhältnisse entscheidend ändern. Daher erschien es uns wahrscheinlicher, daß die Auflockerung der Membranen bzw. der dies bewirkende Stoffumbau der früheste zur Zeit experimentell faßbare Reaktionsschritt in der wuchsstoffinduzierten Reaktionskette ist. Gute Stützen dieser Vorstellung liegen in den elektronenmikroskopischen Beobachtungen von Frey-Wyssling u. Stecher (1951) und Mühlethaler (1950) vor. Ferner erbrachten Boroughs u. Bonner (1953) den Nachweis, daß IES den Einbau von C^{14} in die

Substanzen, die am Aufbau der Wand beteiligt sind, stark beeinflußt. Außerdem konnten Wilson u. Skoog (1954) an in vitro kultiviertem Tabakgewebe nachweisen, daß IES den Einbau von löslichen Uroniden in die Pektine erheblich beschleunigt. Besonders viele Arbeiten zeigten von je her, daß die Plastizität der Membranen durch IES stark erhöht wird. Brauner u. Hasman (1952) diskutieren in Anschluß an derartige Versuche die Möglichkeit, „daß der Wuchsstoff ein cytaseartiges Ferment aktiviert, das durch Lösung von Mikrofibrillen in der primären Zellwand deren Dehnbarkeit erhöht. Auch dieser zweite Mechanismus müßte jedoch in noch unbekannter Weise mit dem Atmungsstoffwechsel gekoppelt sein." Auch Burström (1954a, b) kommt zu dem Schluß, daß IES eine Auflockerung und Dehnung der Wand bewirkt, der dann eine Fixierung des neuen Zustandes durch Intussuszeption folgen müsse.

Um dem Verständnis der Koppelung von Atmungsstoffwechsel und Streckungswachstum näher zu kommen, wurde in der vorliegenden Arbeit besonderer Wert auf die Untersuchung des Einflusses von Glucosezufuhr auf die Wuchsstoffwirkung sowie auf die Veränderung der oxydativen Assimilation durch IES gelegt. Wenn auch bei Verwendung von so komplexen Systemen, wie sie intakte Gewebe darstellen, keine exakte Klärung von Reaktionsmechanismen zu erwarten ist, so sollten diese Versuche doch dazu beitragen, ein eingehendes Bild der Stoffwechselwirkung des Wuchsstoffes zu erhalten, um überhaupt Ansatzpunkte zu Arbeiten mit einfacheren Systemen zu finden. Wesentlich erscheint uns, die heute faßbaren Wirkungen: Streckung, Wasseraufnahme und Atmungssteigerung in die richtige Beziehung zueinander zu setzen.

Material und Methodik.

Etiolierte Keimlinge von *Avena sativa* (Hochzuchtsaatgut) wurden in einer Dunkelkammer bei 27° C auf gut durchfeuchtetem Sand herangezogen. Die Luftfeuchtigkeit der Dunkelkammer konnte nicht reguliert werden. Die Tonschalen, in denen die Anzucht erfolgte, wurden daher immer übereinander gestellt, so daß die jungen Pflanzen jeweils in einer Atmosphäre relativ hoher Feuchtigkeit heranwuchsen.

Die Keimlinge wurden 4—5 Tage nach der Aussaat für den Versuch verwendet. Die Koleoptilen waren zu diesem Zeitpunkt etwa 15—25 mm lang. Die Aussaat war jeweils so reichlich, daß für jeden Versuch gleich lange Pflanzen ausgesucht werden konnten. Als Wachstumstest wurde der Zylindertest benutzt. Dazu wurden die obersten 2 mm der Koleoptile entfernt und dann auf einer mit Millimeterpapier bekiebten Glasplatte 10 mm lange Zylinder zurechtgeschnitten. Das Schneiden der Zylinder erfolgte teils bei Tageslicht unter Vermeidung direkter Sonneneinstrahlung, teils bei phototropisch schwach wirksamem Rotlicht. Ein Einfluß der Beleuchtungsverhältnisse auf die Resultate konnte dabei, wie mehrere Kontrollversuche zeigten, nicht festgestellt werden. Die fertig geschnittenen Zylinder wurden in einem mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidetem Wägegläschen mit eingeschliffenem Deckel gesammelt. Sie wurden nach dem Schneiden gut durchgemischt und dann auf die vorbereiteten Versuchsgefäße verteilt.

Sämtliche Ansätze erhielten neben den jeweils angegebenen Mengen Wuchsstoff bzw. Glucose oder Mannit stets Phosphatpuffer 10^{-2} m (p_H 5,4).

Die Versuche über die Wachstumskinetik wurden in Petrischalen (Durchm. 9 cm) in einer Dunkelkammer bei 27° C durchgeführt. Dabei waren die Schalen stets mit so wenig Flüssigkeit (10 ml) beschickt, daß die Zylinder immer etwas aus den Lösungen herausragten. Eine Störung der Resultate infolge von Sauerstoffmangel war daher nicht zu befürchten. Die Meßintervalle hatten eine Dauer von 2 bzw. 3 Stunden. Um den relativ geringen Zuwachs bei der Untersuchung der Kinetik mit 1-stündiger Ablesung möglichst genau messen zu können, wurde hier das Mikroskop zu Hilfe genommen. Da aber bei der gewählten Vergrößerung das Gesichtsfeld nur einen Durchmesser von etwa 7 mm hatte, mußte in diesen Fällen mit nur 5 mm langen Zylindern gearbeitet werden. Diese waren zu je 5 auf Glasnadeln aufgereiht, wodurch das Herausnehmen aus der Lösung und das Orientieren unter dem Mikroskop erleichtert wurde. Bei allen Versuchen über die Wachstumskinetik wurde bei der Messung für jeden Ansatz ein besonderes Millimeterpapier und eine besondere Pinzette verwendet, um eine Übertragung der Versuchslösung von Ansatz zu Ansatz zu vermeiden.

Für die langfristigen Wachstumsversuche mit nur einer Endablesung erwiesen sich 50-ml-Erlenmeyerkölbchen als zweckmäßiger. Um eine hinreichende Sauerstoffversorgung zu gewährleisten, wurden sie auf eine Schüttelmaschine (70 U/min) gestellt (Dunkelkammer, 27° C). Um die Verdunstung der Versuchslösung möglichst klein zu halten, wurden die Kölbchen mit einem Zellstoffstopfen verschlossen. Pro Ansatz wurden bei allen Wachstumsversuchen jeweils 10 Zylinder verwendet. Die Längenmessung erfolgte durch Anlegen an Millimeterpapier; halbe Millimeter wurden geschätzt.

Die Versuche über die Atmungskinetik und die Kohlenstoffbilanz wurden nach den Angaben von DICKENS (1941) in der Warburg-Apparatur in Gefäßen vorgenommen, deren Volumen 14—19 ml betrug; diese enthielten stets 20 Zylinder in 3 ml Flüssigkeit. Im Mitteleinsatz befanden sich 0,5 ml 10%ige Kalilauge. Die RQ-Bestimmungen erfolgten nach der Zwei-Gefäß-Methode (mit und ohne KOH). Die Versuche über die Atmungskinetik unterschieden sich von denen über die Kohlenstoffbilanz dadurch, daß bei ihnen die Zusätze (IES, Glucose, Mannit) in die seitlichen Ansatzbirnen gegeben wurden (0,3 ml; 10fach konzentriert). Diese Zusätze wurden dann zu einem bestimmten Zeitpunkt, der zugleich den eigentlichen Versuchsbeginn darstellt (Zeitpunkt Null), gekippt. Ein derartiges Verfahren war bei den Versuchen über die Kohlenstoffbilanz nicht anwendbar, weil sich einerseits die geringen Mengen der 10fach konzentrierten Lösungen nicht genau genug pipettieren lassen, andererseits es auch nicht möglich ist die Zusätze restlos aus den Ansatzbirnen in den Hauptraum zu überführen. Beides würde zu Ungenauigkeiten bei den Werten für die eingesetzte Glucose führen und eine Kohlenstoffbilanz damit illusorisch machen.

Da es sich gezeigt hatte, daß die Atmungsintensität der Zylinder beträchtlichen täglichen Schwankungen unterliegt, wurde der O_2-Verbrauch der Zylinder immer erst eine Stunde in Phosphatpuffer (10^{-2} m) gemessen. Die Atmungsintensität dieser Stunde, im folgenden als Ausgangsatmung bezeichnet, diente dann als Bezugsgröße für den jeweiligen Versuch. Die Angaben über den O_2-Verbrauch sind also alle in Prozent der Ausgangsatmung gemacht und müssen als solche von den Förderungswerten in Prozent der Kontrolle unterschieden werden; denn während die Ausgangsatmung immer unter den selben Bedingungen gemessen wurde, können die jeweiligen Kontrollen sehr verschiedene Zusätze enthalten. Die Angaben in Prozent der Ausgangsatmung stellen also sozusagen „Absolutwerte" dar, die nur den Niveauschwankungen von Versuch zu Versuch Rechnung tragen. Der O_2-Verbrauch der ersten Stunde, während der die Ausgangsatmung gemessen wurde,

betrug im Mittel etwa 75 μl O_2. Ein entsprechender Ausgleich der täglichen Schwankungen der Wachstumsgeschwindigkeit konnte nicht vorgenommen werden, da die Längenmessung unter den Bedingungen der Ausgangsatmung zu ungenau ist.

Die Wuchsstofflösungen wurden jeweils kurz vor dem Versuch aus einer Stammlösung (10^{-3} m) zubereitet, die höchstens 14 Tage in Gebrauch war und immer im Dunkeln aufbewahrt wurde. Ebenso verhielt es sich mit dem Phosphatpuffer. Glucose und Mannit wurden für jeden Versuch neu eingewogen.

Zur Errechnung des „synthetischen Wirkungsgrades" (eingebaute/veratmete Glucose, vgl. KANDLER 1953b) mußte die von den Zylindern während des Versuchs aus der Lösung aufgenommene Menge Substrat bestimmt werden; sie ergibt sich aus der Differenz zwischen Ausgangs- und Restglucose. Um exakt reproduzierbare Werte für die eingesetzte Glucose zu erhalten, wurden für diese Experimente die Versuchslösungen in ihrer endgültigen Zusammensetzung in 50 ml Meßkölbchen hergestellt und dann mit einer 3 ml Vollpipette in die Warburg-Gefäße einpipettiert. Eine Ausgangsatmung konnte unter diesen Umständen natürlich nicht gemessen werden. Die Bestimmung der Restglucose erfolgte photometrisch nach FOLIN u. WU (1920). Da hierbei die Zuckerlösungen zur Analyse im Verhältnis 1:30 verdünnt werden mußten (Meßbereich 50—200 γ/ml), war es nicht erforderlich den gesamten Restzucker aus den Gefäßen herauszuspülen. Statt dessen wurde aus den Gefäßen 1 ml Lösung entnommen und auf 30 ml verdünnt. 2 ml der so verdünnten Lösung plus 2 ml einer Lösung A (40 g Na_2CO_3 aq., 7,5 g $C_4H_6O_6$, 4,5 g $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ auf 1000 ml H_2O) wurden nach 6-minütigem Erhitzen auf dem Wasserbad und anschließendem Kühlen mit 2 ml einer Lösung B (35 g MoO_3, dazu 400 ml 5%ige NaOH, 30 min kochen, nach Abkühlen 125 ml 85%ige H_3PO_4 hinzugießen und auf 500 ml ergänzen) versetzt, nach 10 min auf 26 ml aufgefüllt und 50 min später photometriert. Die Umrechnung der Extinktionswerte erfolgte an Hand einer Eichkurve. Zur Sicherheit enthielt jede Meßreihe eine Standardprobe.

Die Ergebnisse derjenigen Versuche, für die eine größere Anzahl von Parallelen vorliegt, wurden mit Hilfe des graphischen Verfahrens zum Ausgleich wiederholter Messungen nach LODE (1948) auf ihre Homogenität geprüft. Werte, die der GAUSSschen Fehlerverteilung nicht entsprachen, wurden verworfen.

Versuchsergebnisse.

1. Zusammenhang zwischen Atmungssteigerung und Streckungswachstum.

Zunächst war die Frage zu klären, in wieweit eine Parallelität zwischen Wachstumsförderung (gemeint ist hier stets Streckungswachstum, nicht Massenzunahme) und Atmungssteigerung besteht. Dazu wurden einerseits Koleoptilzylinder zu je 20 in die Atmungströge der Warburg-Apparatur gegeben und über 5 Stunden sowohl die Sauerstoffaufnahme wie auch die Endlänge gemessen, andererseits an Parallelansätzen die Kinetik des Zuwachses in 1—3stündigen Intervallen verfolgt. Dabei wurde stets Phosphatpuffer 10^{-2} m(p_H 5,4) mit entsprechenden Zusätzen benützt. Abb. 1 zeigt den Gesamtzuwachs und den Sauerstoffverbrauch der Zylinder innerhalb von 5 Stunden in Abhängigkeit von der IES-Konzentration. Ohne Wuchsstoff beträgt der O_2-Verbrauch 75% der Ausgangsatmung, während in Gegenwart von IES bis zu 105% der Ausgangsatmung gefunden wurden. Die atmungsfördernde Wirkung des Wuchsstoffes besteht also darin, daß er den normalen Abfall der Atmungsgeschwindigkeit verhindert. Zu analogen Ergebnissen kamen

sowohl ANKER (1953) bei Avenakoleoptilen als auch HACKETT u. THIMANN (1953) in ihrer Arbeit über den Einfluß von α-Naphthylessigsäure auf Kartoffelgewebe.

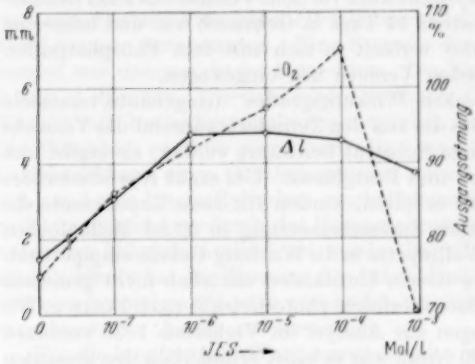


Abb. 1. Zuwachs (Δl) und Gesamtsauerstoffverbrauch ($-O_2$) in Abhängigkeit von der IES-Konzentration. Ohne Glucose. IES 10^{-5} m, $n = 12$; ohne IES, $n = 9$; alle übrigen Ansätze $n = 3$. Versuchsdauer 5 Std.

Drückt man die IES-bedingte Atmungsförderung in Prozent der H_2O-Kontrolle aus, so sind die Resultate wesentlich weniger konstant als bei Verwendung der Absolutwerte, weil der Abfall der Leeratmung bei verschiedenem Material unterschiedlich steil sein kann. So war er bei den im Winter 1953/54 ausgeführten Versuchen wesentlich stärker als bei denen vom Frühjahr 1955, während z. B. die Wuchsstoffkonzentration $5 \cdot 10^{-5}$ m damals ebenso wie bei den späteren Versuchen 10^{-4} m diesen Abfall eben verhinderte und einen O_2-Verbrauch von 102% der Ausgangsatmung bewirkte. Wenn also in einer früheren Veröffentlichung (BUSSE 1954) für die IES-bedingte Atmungsförderung ein Maximalwert von 70% der Kontrolle (5. Stunde) angegeben wurde, gegenüber etwa 55% bei den gegenwärtigen Versuchen (vgl. Abbildung 2), so ist dies ausschließlich auf das abweichende Verhalten der Kontrolle zurückzuführen.

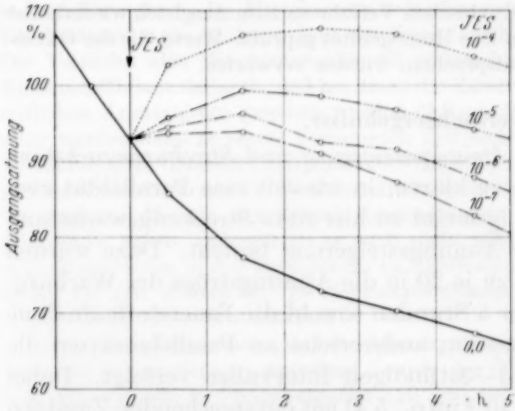


Abb. 2. Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit. Ohne Glucose. IES 10^{-5} m, $n = 12$; ohne IES, $n = 9$; alle übrigen Ansätze $n = 3$.

Vergleicht man die Konzentrationsabhängigkeit von Wachstum und O_2-Verbrauch (Abb. 1), so ergibt sich eine nur sehr beschränkte Parallelität zwischen beiden Vorgängen. Lediglich im Konzentrationsbereich von 10^{-7}—10^{-6} m entspricht der erhöhten Atmung auch ein gesteigertes Wachstum. Bei Erhöhung der IES-Konzentration wird nur die Atmung noch weiter beschleunigt, die auch auf überoptimale Kon-

zentrationen deutlicher reagiert als das Wachstum. Das Fehlen einer Proportionalität kommt besonders deutlich zum Ausdruck, wenn man die Kinetik der IES-Wirkung in die Betrachtung mit einbezieht. Abb. 2 zeigt den zeitlichen Verlauf der Atmung nach Zugabe von IES in verschiedenen Konzentrationen. Es wird dabei klar, daß die O_2-Aufnahme von Anfang an durch verschiedene IES-Konzentrationen ganz verschieden stark erhöht wird. Demgegenüber zeigt die genauere Untersuchung der Wachstumskinetik (Messung mit Hilfe des Mikroskops), daß die Konzentrationen von 10^{-6}—10^{-4} m in den ersten 3 Stunden praktisch die gleiche Wachs-

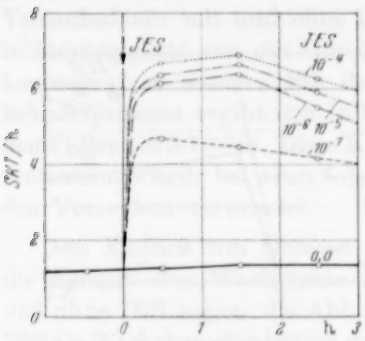


Abb. 3.

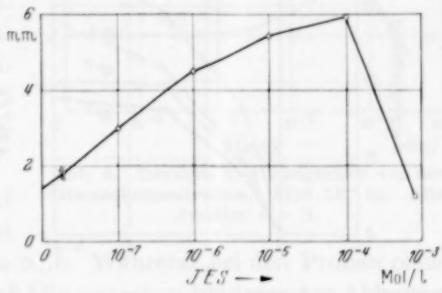


Abb. 4.

Abb. 3. Wachstumsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit. Ohne Glucose. Mikroskopische Messung; ein Skalenteilstrich (*Skt*) entspricht 0,075 mm. Ausgangslänge 5 mm. Alle Ansätze n = 6.

Abb. 4. Zuwachs in Abhängigkeit von der IES-Konzentration. Ohne Glucose. Alle Ansätze n = 6. Versuchsdauer 17—21 Std.

tumsgeschwindigkeit verursachen (Abb. 3). Der weitere Abfall der Kurven ist dann bei den höheren Konzentrationen etwas verzögert, so daß dann in längeren Versuchen doch noch ein Unterschied im Gesamtzuwachs hervortritt, wie es Abb. 4 zeigt. Der verschiedene Verlauf der Zuwachskurven bei kurz- bzw. langfristigen Versuchen wurde bereits von Pohl (1953) hervorgehoben.

Bei innerhalb von zwei Jahren zu verschiedenen Zeiten häufig wiederholten Untersuchungen der Wachstumskinetik ergab sich übereinstimmend, daß bereits in der ersten Stunde nach Wuchsstoffzusatz die maximale Wachstumsgeschwindigkeit erreicht wird, unabhängig davon, ob man der Berechnung die Absolutwerte oder die Förderungsprozente zugrunde legt. Dies ist in guter Übereinstimmung mit den Befunden von Pohl (1949, 1953), McRae, Forster u. Bonner (1953) Bentley u. Housley (1953), Bennet-Clark u. Kefford (1954). Da bei Zugabe des Wuchsstoffes die Geschwindigkeit zunächst einmal ansteigen muß und somit in der ersten Hälfte der ersten Stunde zweifellos ein geringerer Zuwachs erfolgt als in der zweiten Hälfte, muß zur kurvenmäßig

richtigen Wiedergabe der Wachstumsgeschwindigkeit der Meßwert in die Mitte des jeweiligen Intervalls gesetzt werden. Dasselbe gilt für die Darstellung der Atmungsgeschwindigkeit. In den Abb. 5a u. b sind die sich aus den Abb. 2 u. 3 ergebenden IES-bedingten Förderungen von Wachstum und Atmung in ihrem zeitlichen Verlauf gegenübergestellt. Auf den Ordinaten sind die IES-bedingten Differenzen der Wachstums- bzw. Atmungsgeschwindigkeit aufgetragen. Dabei wurden bei Abb. 5b die Werte für die drei höheren IES-Konzentrationen in einer Kurve zusammengefaßt, da sie unter sich keine wesentlichen Unterschiede auf-

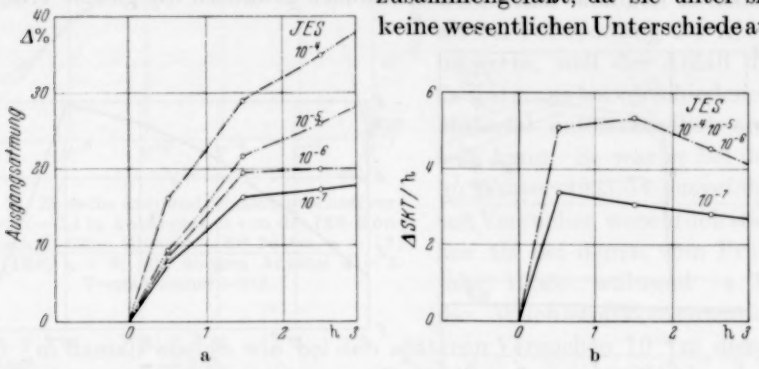


Abb. 5a u. b. a IES-bedingte Erhöhung der Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit. Ohne Glucose. Ordinate: Differenzen des stündlichen O_2-Verbrauches gegenüber der Kontrolle. Alle Angaben wie Abb. 2. b IES-bedingte Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit. Ohne Glucose. Ordinate: Differenzen des stündlichen Zuwachses gegenüber der Kontrolle. Alle Ansätze $n = 6$. Ein Skalenteilstrich entspricht 0,075 mm.

weisen; lediglich die Kurve für IES 10^{-7} m wurde getrennt wiedergegeben. Die Abb. 5a u. b zeigen klar, daß die Steigerung der Atmung erheblich später einsetzt als die Wachstumsförderung. Daran ändert auch die Umformung der Kurven auf andere Bezugsgrößen nichts. Von besonderer Bedeutung scheint es uns zu sein, daß die Kurven für Wachstums- und Atmungsgeschwindigkeit unter IES-Einfluß nach der ersten Stunde gerade entgegengesetzt verlaufen, d. h. daß die Stoffwechselwirkungen des Wuchsstoffes erst dann voll zur Geltung kommen, wenn die Streckung selbst bereits im Abklingen begriffen ist.

2. Einfluß von Glucose auf Wachstum und Atmung.

Wenn man davon ausgeht, daß mit dem Streckungswachstum starke Stoffumsetzungen verbunden sind, liegt es nahe, auch die Wirkung eines günstigen Substrates, wie es etwa die Glucose darstellt, zu erproben. Es wäre ja denkbar, daß die Reaktionen in den an Reservestoffen armen Koleoptilen durch Substratmangel begrenzt sind und daher bei Substratzufuhr erheblich rascher verlaufen. Dabei ist zu bedenken, daß Glucose

drei recht verschiedene Wirkungen auszuüben vermag: 1. ist sie ein Osmotikum, 2. dient sie als Substrat für die Atmung und damit als Energiequelle für den Stoffumsatz, und 3. stellt sie selbst Baumaterial dar, welches mit Hilfe der oxydativen Assimilation eingebaut wird.

Zunächst war zu prüfen, welche Glucosekonzentration für das Wachstum optimal ist. Abb. 6 gibt den Zuwachs nach 20stündiger Versuchsdauer mit und ohne IES in Abhängigkeit von der Glucosekonzentration wieder. Ein deutliches Optimum ergibt sich in beiden Fällen bei $3 \cdot 10^{-2}$ m. Diese Konzentration wurde bei allen folgenden Versuchen verwendet.

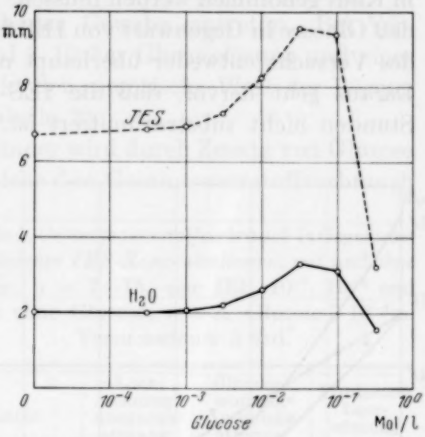


Abb. 6. Zuwachs in Abhängigkeit von der Glucosekonzentration. IES 10^{-5} m. Alle Ansätze $n = 3$.

Den Einfluß von Glucose auf die Kinetik des Wachstums mit und ohne IES zeigen die Abb. 7a u. b. Während bei den Proben ohne IES die Wachstumsförderung durch Glucose schon bei der ersten Ablesung

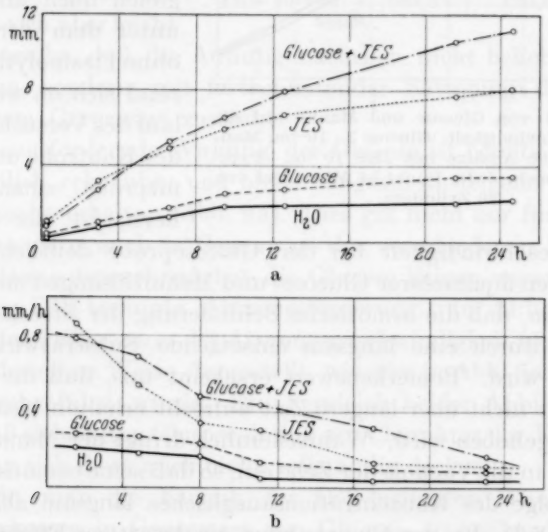


Abb. 7a u. b. a Zuwachs in Abhängigkeit von der Zeit. IES 10^{-5} m, Glucose $3 \cdot 10^{-2}$ m. Typischer Einzelversuch. Jeder Punkt ist Mittelwert von 20 Zylindern. b Wachstumsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zeit. Alle Angaben wie Abb. 7a.

in Erscheinung trat, setzte sie in Gegenwart von Wuchsstoff erst nach etwa 4—6 Stunden ein. Die glucosebedingten Unterschiede des Kurven-

verlaufs in Abwesenheit von IES können allerdings nicht als gesichert gelten, da bei den geringen Zuwachswerten häufig sehr große Meßfehler in Kauf genommen werden müssen. Dagegen ergab sich ganz eindeutig, daß Glucose in Gegenwart von IES das Wachstum in den ersten Stunden des Versuchs entweder überhaupt nicht beeinflußt oder leicht hemmt. Daraus geht hervor, daß die IES-bedingte Streckung in den ersten Stunden nicht substratlimitiert ist. Die sehr häufig auftretende verzögernde Wirkung der Glucose in Gegenwart von IES könnte auf ihre osmotische Wirksamkeit in der Außenlösung zurückgeführt werden. Um dies zu prüfen, wurden in weiteren Versuchen zusätzliche Parallelproben mit Mannit $3 \cdot 10^{-2}$m mitgeführt (Abb. 8). Im ersten Intervall liegen die Werte für die Wachstumsgeschwindigkeit für Mannit und Glucose praktisch gleich hoch und eindeutig unter dem der Kontrolle ohne Plasmolyticum. Während sich im weiteren Verlauf des Versuchs die Werte der Kontrolle und der Mannitprobe einander annähern, ist der Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit bei der Glucoseprobe deutlich verzögert. Die Wirkungen äquimolarer Glucose- und Mannitlösungen unterscheiden sich also darin, daß die osmotische Behinderung der Streckung im Fall der Glucose durch eine langsam einsetzende Substratwirkung völlig kompensiert wird. Bemerkenswert erscheint uns, daß die Hemmung durch Mannit nicht über längere Zeit aufrecht erhalten bleibt, sondern ebenfalls aufgehoben wird. Wahrscheinlich dringt der Mannit während des Versuchs in die Vacuole der Zelle ein, so daß seine osmotische Gegenwirkung infolge des Konzentrationsausgleiches langsam abklingt (vgl. BURSTRÖM 1953). Bei der Glucose kann ein derartiger Effekt kaum auftreten, weil Messungen, über die weiter unten berichtet werden soll, ergeben haben, daß die Glucosekonzentration in den Zellen 2—3fach höher ist als im Medium. Die Behinderung des Wachstums durch den

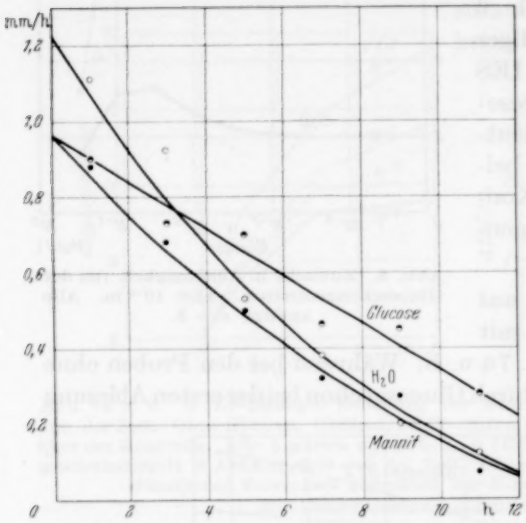


Abb. 8. Einfluß von Glucose und Mannit auf die Wachstumsgeschwindigkeit. Glucose $3 \cdot 10^{-2}$m, Mannit $3 \cdot 10^{-2}$m, alle Ansätze mit IES 10^{-5}m. Typischer Einzelversuch. Jeder Punkt ist Mittelwert von 20 Zylindern.

osmotischen Wert der Glucoselösung wird also im wesentlichen während des ganzen Versuchs erhalten bleiben. Eine gewisse Erniedrigung der osmotischen Wachstumshemmung wird natürlich auch in diesem Fall infolge der Glucoseaufnahme durch das Gewebe eintreten. Bei Verwendung von 10 Zylindern in 10 ml $3 \cdot 10^{-2}$m Glucoselösung und einer Versuchsdauer von 20 Stunden sinkt der osmotische Wert der Lösung aber nur um 5—6% (vgl. dazu Tabelle 3).

Der Sauerstoffverbrauch der Zylinder wird durch Zusatz von Glucose ganz generell erhöht. Tabelle 1, welche den Gesamtsauerstoffverbrauch in 5 Stunden mit und ohne Glucose in Prozent der auf die gleiche Zeit umgerechneten Ausgangsatmung enthält (Spalte 1 u. 2), zeigt, daß die glucosebedingte Atmungsförderung ausgedrückt in Prozent der jeweiligen Leeratmung 18—20% beträgt (Spalte 3). Lediglich in Gegenwart der IES-Konzentration 10^{-4}m wurden nur 14% gefunden. Dies erklärt sich aber leicht aus der Tatsache, daß die Atmung natürlich nicht beliebig gesteigert werden kann, sondern mit fortschreitender Sättigung der Fermentsysteme einem Grenzwert zustrebt.

Tabelle 1. *Gesamtsauerstoffverbrauch in Gegenwart verschiedener IES-Konzentrationen, mit und ohne Glucose.* n = 7—15, nur IES 10^{-7}, 10^{-6} und 10^{-4}m ohne Glucose, n = 3. Glucose $3 \cdot 10^{-2}$m. Versuchsdauer 5 Std.

Zusätze	Leeratmung Ausgangsatmung %	Glucoseatmung Ausgangsatmung %	Förderung Leeratmung %
H_2O	75,1	89,0	18,5
IES 10^{-7} m	86,0	103,5	20,4
IES 10^{-6} m	92,0	110,1	19,7
IES 10^{-5} m	97,2	115,4	18,6
IES 10^{-4} m	105,3	120,6	14,4

Die atmungsfördernde Wirkung der Glucose ist bereits in der ersten Stunde deutlich erkennbar und bleibt langsam ansteigend während des ganzen Versuchs erhalten (Abb. 9a). Dies gilt nicht nur für die Ansätze ohne IES, sondern auch in Gegenwart der verschiedenen IES-Konzentrationen. Dementsprechend hat die Glucose keinen wesentlichen Einfluß auf die IES-bedingte Atmungsförderung. In Abb. 9b sind die IES-bedingten Differenzen der Atmungsgeschwindigkeit für die Glucoseatmung in derselben Weise dargestellt, wie dies in Abb. 5a für die Leeratmung durchgeführt wurde. Ein Vergleich beider Abbildungen zeigt deutlich, daß sich unter Glucoseeinfluß am Charakter der Kurven nichts ändert, wenn sich diese auch nicht vollständig decken.

Vergleicht man die Kinetik der IES-bedingten Wachstums- und Atmungsförderung in Gegenwart von Glucose, so ergibt sich praktisch wieder das gleiche Bild wie im vorigen Abschnitt. Wieder erreicht die Atmungssteigerung (Abb. 9b) ihren Maximalwert beträchtlich später als die Wachstumsförderung (Abb. 8).

3. Einfluß verschiedener Mannitkonzentrationen auf die IES-induzierte Atmungssteigerung.

Wie POHL (1953) zeigen konnte, wird durch steigende Mannitkonzentrationen die IES-bedingte Wachstumsförderung zunehmend aufgehoben. Wenn tatsächlich ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Streckung und Atmungssteigerung besteht, etwa in dem Sinne, daß die Atmungsenergie zur aktiven Wasseraufnahme verbraucht wird, so müßte der Verminderung des Zuwachses eine entsprechende Hemmung der Atmung parallel gehen. Um dies zu prüfen, wurden wiederum je 20 Koleoptilzylinder in Atmungströge gegeben, die mit verschieden konzentrierten Mannitlösungen und Puffer bzw. mit Mannit und IES (10^{-5} m) beschickt waren, und über 5 Stunden die Sauerstoffaufnahme verfolgt. Das Ergebnis zeigt Tabelle 2. Ohne IES bewirkt $2 \cdot 10^{-1}$m Mannit eine rund 50%ige Wachstumshemmung, ohne den Sauerstoffverbrauch überhaupt zu beeinflussen. In der IES-Reihe wird der Zuwachs schon durch die schwächste Mannitkonzentration ($3 \cdot 10^{-2}$ m) deutlich vermindert, wobei wiederum keine entsprechende Hemmung der Atmung auftritt. Erst die stärkste Konzentration, die das Längenwachstum schon so sehr hemmt, daß selbst mit IES nicht mehr die Länge der Kontrollen ohne jeden Zusatz erreicht wird, führt zu einer meßbaren Reduktion der IES-bedingten Atmungssteigerung um rund 30%.

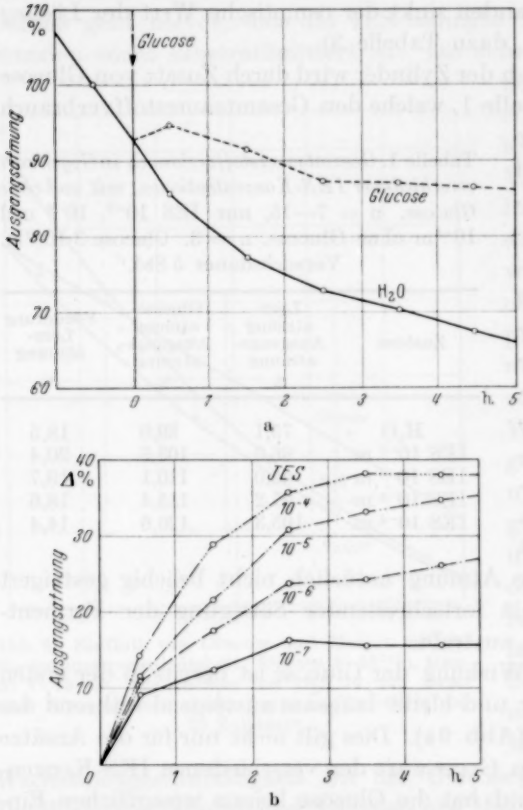


Abb. 9a u. b. a Einfluß von Glucose auf die Atmungsgeschwindigkeit. Ohne IES. Ohne Glucose $n = 9$; mit Glucose $n = 12$. Glucose $3 \cdot 10^{-2}$m. b IES-bedingte Erhöhung der Atmungsgeschwindigkeit in Gegenwart von Glucose $3 \cdot 10^{-2}$m. Ordinate: Differenzen des stündlichen O_2-Verbrauches gegenüber der Kontrolle. IES 10^{-7}, $n = 8$; IES 10^{-6}m, $n = 9$; IES 10^{-5}m, $n = 9$; IES 10^{-2}m, $n = 15$; IES 10^{-4}m, $n = 7$.

Tabelle 2. *Zuwachs und Gesamtsauerstoffverbrauch in Gegenwart verschiedener Mannitkonzentrationen.* IES 10^{-5} m, ohne Glucose. Mannit 0,0 und $3 \cdot 10^{-2}$ m, $n = 3$; Mannit 10^{-1} m und $2 \cdot 10^{-1}$ m, $n = 6$; Versuchsdauer 5 Std.

Zusätze	Zuwachs mm	O_2-Verbrauch Ausgangsatmung %	IES-bedingter Zuwachs	IES-bedingter O_2-Verbrauch
H_2O Man. 0,0	1,83	75,0	—	—
H_2O Man. $3 \cdot 10^{-2}$ m	1,62	75,5	—	—
H_2O Man. $1 \cdot 10^{-1}$ m	1,25	76,5	—	—
H_2O Man. $2 \cdot 10^{-1}$ m	0,97	76,0	—	—
IES Man. 0,0	5,30	97,4	3,48	22,4
IES Man. $3 \cdot 10^{-2}$ m	4,77	97,3	3,14	21,8
IES Man. $1 \cdot 10^{-1}$ m	3,53	96,0	2,28	19,5
IES Man. $2 \cdot 10^{-1}$ m	1,73	90,6	0,76	14,6

Gleichgültig, ob man die Absolutwerte oder die Prozente der jeweiligen Kontrollen der Betrachtung zugrunde legt, ergibt sich keine Parallelität zwischen der Hemmung des Längenwachstums und des O_2-Verbrauches. Dies läßt sich noch drastischer veranschaulichen, wenn man die Kinetik der Atmungsbeeinflussung durch Mannit verfolgt (Abb. 10a u. b). Wie Abb. 8 ergeben hatte, macht sich schon bei der schwächsten hier verwendeten Mannitkonzentration ($3 \cdot 10^{-2}$m) in den ersten Stunden eine leichte Hemmung des Streckungswachstums bemerkbar. Die Atmung zeigt dagegen selbst noch bei der nächst höheren Konzentration denselben Anstieg wie bei den Kontrollen ohne Mannit und bleibt erst später schwach zurück. Besonders aus Abb. 10b, in der die IES-bedingten Differenzen der O_2-Aufnahme aufgetragen sind, ersieht man deutlich, daß gerade der Anstieg in der ersten Stunde am wenigsten betroffen ist und daß die großen Differenzen im Gesamtsauerstoffverbrauch erst relativ spät auftreten, also gerade umgekehrt wie beim Längenwachstum.

4. Einfluß von IES auf die Kohlenstoffbilanz.

Normalerweise ist mit der Atmung auch eine Assimilation verbunden, die bei der sogenannten endogenen Atmung schwer erfaßt werden kann, weil es die körpereigenen Stoffe selbst sind, die nach teilweisem Abbau wieder zu Synthesen herangezogen werden. Den Dunkeleinbau von CO_2 kann man vielleicht als extremste Stufe dieses Umbaues werten. Setzt

man dem Gewebe aber Substrat zu, so läßt sich die den normalen Umbau des Erhaltungsstoffwechsels überschreitende oxydative Assimilation durch Bestimmung des eingebauten Substrates sehr gut quantitativ messen.

Erhöht oder vermindert man die Atmung innerhalb gewisser Grenzen, z. B. durch Temperaturveränderung oder durch unterschiedliche Sauer-

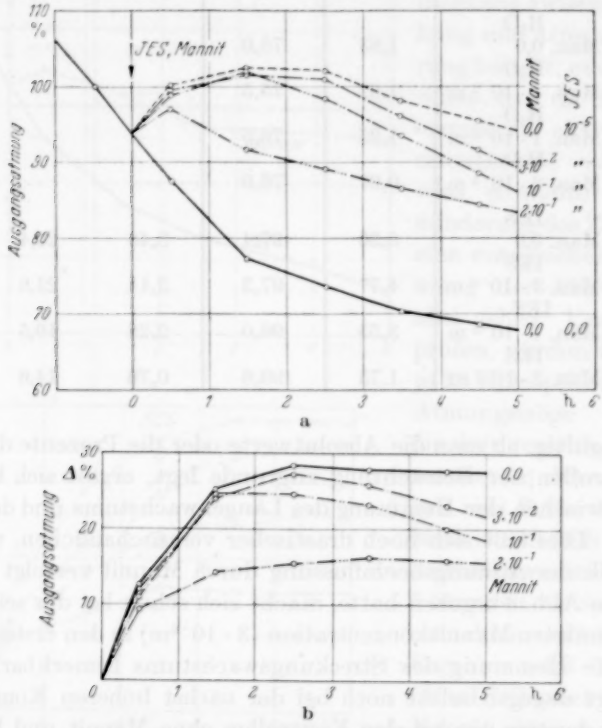


Abb. 10a u. b. a Einfluß von Mannit auf die Atmungsgeschwindigkeit. Ohne Glucose. IES 10^{-5} m, Mannit 0,0 und $3 \cdot 10^{-2}$ m, $n = 3$; Mannit 10^{-1} m und $2 \cdot 10^{-1}$ m, $n = 6$. b IES-bedingte Erhöhung der Atmungsgeschwindigkeit in Gegenwart von Mannit Ordinate: Differenzen des stündlichen O_2-Verbrauches gegenüber der Kontrolle. Alle Angaben wie Abb. 10a.

stoffversorgung, so wird dadurch der Wirkungsgrad der oxydativen Assimilation im allgemeinen nicht verändert. Bietet man dagegen mit Glucose vorgefütterten, aber stickstoffarmen Chlorellen gleichzeitig Glucose und Nitrat, so daß nunmehr eine rasche Eiweißsynthese einsetzen kann, so wird zwar die Atmung erhöht, der Glucoseeinbau aber verlangsamt (KANDLER 1954), weil die Nitratreduktion und der Eiweißaufbau um die bei der Atmung entstehenden energiereichen Verbindungen konkurrieren. Der Extremfall einer Atmungssteigerung ohne oxydative Assimilation läßt sich durch Verwendung sogenannter Entkopplungsgifte

wie Dinitrophenol oder Azid erreichen, die durch Entkopplung der Atmungskettenphosphorylierung die normale Regulation der Atmungsgeschwindigkeit außer Kraft setzen und die Festlegung der frei werdenden Energie verhindern.

Wie bereits von KANDLER (1953a) und von KANDLER u. VIEREGG gezeigt werden konnte, übt IES einen starken Einfluß auf den synthetischen Wirkungsgrad (SW; eingebaute/veratmete Glucose, vgl. KANDLER 1953b) aus. Allerdings wurde bei diesen Versuchen mit isolierten Organen ausschließlich der Einfluß einer langfristigen IES-Einwirkung erfaßt. Bei Wurzeln hatte sich gezeigt, daß mit der Hemmung des Längenwachstums auch eine Verbesserung des SW einherging, während bei den Sprossen in dem Zeitraum, in dem IES eine Förderung des Längenwachstums bewirkte, der SW abfiel. Es war nun von Interesse, ob auch bei Koleoptilzylindern in Gegenwart von Glucose eine oxydative Assimilation beobachtet werden kann und wie sich diese unter dem Einfluß von IES verändert. Besonders interessant schien zu sein, ob, wie im obenerwähnten Falle des Nitratzusatzes zu gefütterten Algen, die Energie der vermehrten Atmung zu anderen Synthesen verwendet wird.

Zu diesem Zweck wurden je 20 Zylinder in die Atmungströge der Warburg-Apparatur gegeben und nach einer 7stündigen Atmungsmessung die Glucose im Medium bestimmt. Um aus diesen Daten den Umfang des oxydativen Einbaus ermitteln zu können, ist es natürlich notwendig, sich darüber zu orientieren, ob Glucose auch passiv dem Konzentrationsgefälle folgend zwischen Zelle und Medium ausgetauscht wird. Daher wurde bei diesen Versuchen auch der Gehalt der Zylinder an freier Glucose bestimmt. Der Ausgangswert wurde dabei an Parallelproben erhalten, während der Endwert an je zehn der zwanzig Zylinder ermittelt wurde. Die restlichen zehn Zylinder dienten dann für eine Frischgewichtsbestimmung. Die Zylinder wurden, soweit sie in einer Glucoselösung gelegen hatten, mit Hilfe einer Kapillare kurz ausgespült, durch 1 min. Erhitzen auf dem Wasserbad abgetötet, mit Quarzsand (Merk p. a.) zerrieben und mit Wasser extrahiert. Der Zellschutt wurde auf der Zentrifuge bei 10000 g abgetrennt und nochmals gewaschen. Die vereinigten Extrakte wurden auf 15 ml aufgefüllt und der Zuckerbestimmung unterworfen. Gleichzeitig wurden die Extrakte auf Papier chromatographiert, wobei sich herausstellte, daß sie außer Glucose und wenig Fructose keine Zucker enthielten. Um zu ermitteln, ob die Zylinder neben den Zuckern noch größere Mengen anderer reduzierender Substanzen enthalten, wurden größere Mengen Extrakt als Streifen auf Papier aufgetragen, getrennt und anschließend wieder mit Wasser eluiert. Zuckerbestimmungen im Eluat ergaben, daß auf diese Weise die gesamte reduzierende Substanz wiedergefunden wird (95—102%). Es kann also als gesichert gelten, daß der überwiegende Teil der

reduzierenden Substanz in den Zylindern aus Glucose besteht. Berechnet man aus den gefundenen Mengen Glucose (3—5 mg/20 Zylinder) und dem jeweiligen Frischgewicht (300—400 mg/20 Zylinder) die Glucosekonzentration in den Zellen, so ergibt sich für den Versuchsbeginn eine Konzentration von rund 10^{-1} m und für das Versuchsende nach 7stündiger Atmungsmessung $7—9 \cdot 10^{-2}$ m. Bedenkt man, daß diese Werte noch entschieden zu niedrig sind, da die Dichte der Zylinder etwas größer als 1 ist und außerdem ein Teil des Wassers in gebundener Form vorliegt, so wird eindeutig klar, daß eine Glucoseaufnahme durch Diffusion aus der $3 \cdot 10^{-2}$ m Außenlösung völlig ausgeschlossen ist. Ebensowenig ist aber auch mit einer Abgabe von Glucose an das Medium zu rechnen, da bei Ansätzen ohne Substrat nach Versuchsende in der Suspensionsflüssigkeit keine Zucker nachgewiesen werden konnten. Infolgedessen ist es möglich, den oxydativen Einbau von Glucose unmittelbar aus den Ergebnissen der Glucosebestimmung im Medium und den manometrischen Daten zu errechnen.

Ohne IES wurde bei diesen Versuchen 2,4 mg Glucose aus der Suspensionsflüssigkeit aufgenommen, mit 10^{-5}m IES 2,6 mg (Tabelle 3, Zeile 3 u. 5). Berechnet man aus dem O_2-Verbrauch und dem an Parallelproben ermittelten RQ die CO_2-Abgabe, so ergibt sich daraus der Anteil der Glucose, der zu CO_2 und H_2O veratmet worden ist. Die Differenz zwischen der insgesamt aufgenommenen und der veratmeten Glucose ist dann die eingebaute Glucose; damit kann nun der SW berechnet werden. Legt man dieser Berechnung die Gesamtatmung zugrunde, so ergibt sich eine wesentliche Senkung des SW durch IES (19%, $P = 0{,}02$), d. h. der Atmungssteigerung durch Wuchsstoff geht keine entsprechend vermehrte oxydative Assimilation parallel.

Obige Berechnung beruht auf der Voraussetzung, daß durch die Glucoseatmung die endogene Atmung ganz zurückgedrängt worden ist, was aber vermutlich nicht zutrifft. Zweifellos benötigt die Zelle auch bei Anwesenheit von Glucose etwa den gleichen Energiebetrag zur Bestreitung des Erhaltungsstoffwechsels wie ohne Glucose, so daß nur die Differenz zwischen Leeratmung und Glucoseatmung als wirklich für die oxydative Assimilation verfügbar angesehen werden kann. Schon früher konnte bei *Chlorella* gezeigt werden (KANDLER 1954), daß sich für den SW erheblich konstantere Werte ergeben, wenn diese Korrektur mit der endogenen Atmung vorgenommen wird. In neuerer Zeit erbrachten PIRSON, DANIEL u. BECKER (1955) mit Hilfe von $C^{13}O_2$ direkte Beweise dafür, daß die Veratmung von zelleigenem Material bei Glucosezufuhr weitergeht und sogar erhöht sein kann. Diese Erhöhung wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß Glucose nicht nur ein Substrat der Atmung, sondern auch ein assimilierbarer Baustein ist, der unter Energieaufwand eingebaut wird. Durch die Spaltung energiereicher Verbin-

dungen wird aber bekanntlich die Atmung beschleunigt. Besonders deutlich konnte dies SYRETT (1953) zeigen, der stickstoffverarmte, aber kohlenhydratreiche Chlorellen im Dunkeln mit Ammonium fütterte. Durch den Energieverbrauch der einsetzenden Eiweißsynthese wurden die Reservestoffe mobilisiert und eine annähernd gleich große Atmungssteigerung wie durch Zusatz von Glucose erzielt. Eine ohne Isotope allerdings nicht bestimmbare Steigerung der Leeratmung während des Glucoseumsatzes braucht aber bei der Korrektur nicht berücksichtigt zu werden, da sie ja durch den Energiebedarf der oxydativen Assimilation bedingt ist und somit in die Berechnung des SW einbezogen werden muß.

Das Resultat der nach dem eben Gesagten notwendigen Korrektur enthält Tabelle 3. Die 4. Zeile gibt z. B. den SW der Glucoseatmung

Tabelle 3. *Kohlenstoffbilanz mit und ohne IES.* Glucose $3 \cdot 10^{-2}$ m, IES 10^{-5} m. Versuchsdauer 7 Std. Die Zeilen 1—3 und 5 enthalten die eigentlichen Versuchsergebnisse. Die Zeilen 4 und 6—8 enthalten die Korrekturen (siehe Text).

Zeile	Zusätze	n	Länge	$-O_2$ µl	RQ	CO_2 µl	mg Glucose aufgen.	mg Glucose veratmet	mg Glucose eingeb.	SW
1	a) H_2O	7	11,04	355	1,005	355	—	0,522	—	—
2	b) IES	7	14,16	442	1,011	446	—	0,656	—	—
3	c) Glucose	7	11,16	447	1,047	468	2,414	0,688	1,726	$2{,}51 \pm 0{,}09$
4	korr. mit a)	—	0,12	92	1,230	113	2,414	0,166	2,248	13,55
5	d) IES + Gluc.	7	15,47	548	1,064	583	2,601	0,858	1,743	$2{,}03 \pm 0{,}14$
6	korr. mit a)	—	4,43	193	1,181	228	2,601	0,336	2,265	6,75
7	korr. mit b)	—	1,31	106	1,291	137	2,601	0,202	2,399	11,88
8	korr. mit c)	—	4,31	101	1,140	115	0,187	0,170	0,017	0,10

ohne IES wieder, wobei sowohl zur Errechnung der eingebauten Glucose als auch für die Bildung des Quotienten eingebaute/veratmete Glucose nur die Differenz des O_2-Verbrauches bzw. der CO_2-Abgabe zwischen Fall c und Fall a herangezogen wurden. In Zeile 7 ist die entsprechende Berechnung für die Glucoseatmung in Gegenwart von IES durchgeführt. Die durch Glucose bewirkte Atmungssteigerung weist danach einen SW von 13,5 bzw. 11,9 auf. Berechnet man den Wirkungsgrad des Atmungsanteils, der auf Glucose + IES zurückgeht (Zeile 6), so ergibt sich ein SW von nur 6,7. d. h. eine Senkung um rund 50%, welche nur durch den Wuchsstoff hervorgerufen worden sein kann. Isoliert man in derselben Weise den IES-bedingten Anteil der Atmung (Zeile 8), so zeigt sich, daß dabei praktisch ebensoviel Glucose veratmet wurde als zusätzlich aus dem Medium aufgenommen worden ist. Die Energie, welche bei der Atmungsteigerung unter IES-Einfluß gewonnen wird, führt also nicht zu oxydativer Assimilation, sondern wird wie die der endogenen Atmung für andere Leistungen in der Zelle verbraucht.

Derartige Versuche über den SW von Koleoptilzylindern wurden mehrmals wiederholt und auch bei anderen IES-Konzentrationen (10^{-4}, $5 \cdot 10^{-5}$m) ausgeführt. Immer ergab sich das gleiche Bild wie in dem angeführten Fall. Der SW, berechnet aus der Gesamtatmung, wurde durch Wuchsstoff deutlich vermindert, und bei entsprechender Korrektur wurde für den IES-Anteil der Atmung keine Glucoseassimilation gefunden. Häufig errechnete sich sogar ein negativer SW, was bedeutet, daß der SW der Glucoseatmung durch IES gesenkt werden kann, indem Energie für die IES-induzierten Wachstumsvorgänge abgezweigt wird. Bemerkt muß noch werden, daß der Absolutwert des SW bei den zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführten Versuchen größeren Schwankungen unterworfen war. Im Frühjahr 1955 wurden generell höhere Werte gefunden als diejenigen der Tabelle 3 (Sommer 1955), welche ihrerseits wieder höher sind als die Werte, die sich im Winter 1953/54 ergaben. Ob es sich dabei um eine regelmäßige Erscheinung handelt, die mit der Keimbereitschaft des Hafers in Verbindung steht, müssen erst weitere Versuche zeigen. Für das hier interessierende Problem sind diese Schwankungen nicht von Bedeutung, da die Proben mit und ohne IES stets gleichzeitig in einem Versuchsansatz enthalten waren.

Diskussion der Ergebnisse.

Wenn man rückschauend auf die hier dargestellten Versuche die eingangs aufgeworfene Frage zu beantworten versucht, ob der Wuchsstoff primär die Atmung steigert und unter dem Druck dieser vermehrten Energielieferung das Wachstum gewissermaßen erzwungen wird oder ob der Wuchsstoff irgendwelche endergone Prozesse beschleunigt, welche unmittelbar zum Wachstum führen und dann wegen ihres Energiebedarfes die Atmung „nachziehen", so wird man sich wohl für die zweite Alternative entscheiden müssen. Folgende Beobachtungen sind anders schwer erklärbar:

1. Wenn die Atmungssteigerung die primäre Ursache des gesteigerten Wachstums wäre, so müßte sie vor der Streckung einsetzen oder wenigstens, da die Methoden zu träge sein könnten um einen solchen Vorsprung zu erfassen, gleichzeitig mit der Wachstumssteigerung gemessen werden können. Tatsächlich setzt sie aber deutlich später ein und erreicht ihr Maximum erst, wenn die Wachstumsförderung schon abklingt (Abb. 5a u. b).

2. Durch Zusatz von Glucose werden Atmungssteigerungen erzielt, die denen durch schwache IES-Konzentrationen (10^{-7}—10^{-6}m) durchaus vergleichbar sind (Tabelle 1), ohne daß es zu einem entsprechenden Zuwachs kommt. Dies spricht zumindest dagegen, daß es sich bei der IES-Wirkung nur um eine ganz allgemeine Atmungssteigerung handelt, wie sie etwa eine Aktivierung der Amylase oder der Diastase darstellen würde.

3. Die Energie der IES-induzierten Atmung kann nicht zu oxydativer Assimilation verwendet werden (Tabelle 3). Würde der Wuchsstoff ein peripheres Ferment der Atmung, etwa eine Dehydrase, aktivieren, so ist nicht einzusehen, warum die zusätzlich gewonnene Energie in anderer Weise auf Streckungswachstum und oxydative Assimilation verteilt werden soll, als etwa im Fall der Atmungssteigerung durch Glucose. Man könnte natürlich an eine spezielle „Wachstumsatmung" denken (vgl. Söding, Bünning 1953), die unabhängig vom normalen Energiewechsel „Wachstumsenergie" verfügbar macht. Für eine so weitgehende Annahme fehlen aber bis jetzt die notwendigen unmittelbaren experimentellen Belege. Dagegen erfährt der Tatbestand mit der Auslegung, daß die Beschleunigung der Atmung durch einen IES-induzierten Energiebedarf ausgelöst wird, eine Deutung, die mit der heutigen Kenntnis des Mechanismus der Regulation in der Zelle in guter Übereinstimmung steht.

Wenn wir aus diesen Gründen zu der Vorstellung gelangen, daß nicht das Wachstum unter dem „Energiedruck" der Atmung, sondern die Atmungssteigerung unter dem „Energiesog" des Wachstums zustande kommt, so stellt sich die Frage, ob sich diese IES-gesteuerten, energiezehrenden Prozesse näher definieren lassen.

Es wäre denkbar, daß dieser Prozeß, entsprechend dem Vorschlag von Bonner u. Mitarb. (1953), in einer aktiven Wasseraufnahme besteht, durch welche unter Dehnung der Zellwand eine Volumzunahme erreicht würde. Allerdings müßte sich an diese Wuchsstoffwirkung noch ein zweites Stadium anschließen, in dem die entsprechenden Stoffeinlagerungen zur Festigung der zunächst nur gedehnten Wand erfolgen.

Es ist aber auch vorstellbar, daß IES den Umbau der Wandsubstanzen katalysiert, wobei zunächst Mikrofibrillen gelöst, die Wand also dehnbar gemacht würde. Nach erfolgter Turgorstreckung müßten die Fibrillen wieder eingebaut werden. Wenn auch beim Abbau kondensierter Verbindungen die dabei frei werdende Energie relativ gut für neue Synthesen ausgenutzt werden kann, wie die in neuerer Zeit bekannt gewordenen Transglucosidierungen beweisen, so wird doch bei diesem Umbau ein gewisser Energieverlust unvermeidbar sein. Es muß also bei den Synthesen Energie aus energiereichem Phosphat zugeschossen werden, woraus sich der Energiebedarf des Gesamtvorganges und damit auch die Atmungssteigerung ergibt.

Sowohl auf Grund der eigenen Befunde, wie auch der anderer Autoren glauben wir der zweiten Vorstellung den Vorzug geben zu müssen. Wäre eine unmittelbar durch die Atmungsenergie gespeiste Wasseraufnahme die Ursache der Zellstreckung, so müßte die jeweils aufgenommene Wassermenge und damit auch der Zuwachs unter allen Bedingungen der gleichzeitigen Atmungssteigerung proportional sein. Dies ist aber weder

der Fall wenn man die Konzentrationsabhängigkeit der Wuchsstoffwirkungen betrachtet (Abb. 1), noch wenn man die Kinetik der IES-induzierten Wachstums- und Atmungsförderung verfolgt (Abb. 5a u. b). Ebensowenig läßt sich eine solche Proportionalität erkennen, wenn man die Hemmung von Wachstum und Atmung durch Mannitlösungen steigender Konzentration untersucht (Tabelle 2). Außerdem muß bemerkt werden, daß die einzige Arbeit, die bisher Hinweise für die Existenz eines IES-gesteuerten Wassertransportmechanismus erbringen konnte (BONNER, BANDURSKI u. MILLERD), inzwischen eine sehr nachdrückliche Kritik durch BURSTRÖM (1953) erfahren hat; es ist noch hinzuzufügen, daß ORDIN u. BONNER (1955) den Einwendungen BURSTRÖMs zuzustimmen scheinen.

Demgegenüber findet im Rahmen unserer Vorstellung die an sich merkwürdige Tatsache, daß die IES-bedingte Atmungssteigerung und die gleichzeitige Volumzunahme keine befriedigende Proportionalität aufweisen, eine einfache Deutung. Soweit sich bis jetzt übersehen läßt, wird die Streckung bzw. die Wasseraufnahme durch eine Erniedrigung der Wandspannung infolge der Stoffumsetzungen in der Membran ermöglicht. Dies bedeutet, daß die Volumarbeit durch den Turgor der Zelle geleistet wird. Damit ist der eigentliche Vorgang der Streckung von der primären Wuchsstoffwirkung energetisch unabhängig und seine Geschwindigkeit wird notwendigerweise in hohem Maße sowohl von den jeweiligen osmotischen Verhältnissen als auch von den physikalischen Eigenschaften der Membran und unter Umständen auch von der Wasserpermeabilität beeinflußt werden. Unter dem Aspekt, daß der Wuchsstoff primär eine stoffwechselphysiologische Wirkung ausübt, kann also gar keine streng quantitative Beziehung zwischen der Streckungsgeschwindigkeit und den IES-bedingten Stoffumsetzungen bzw. der davon abhängigen Atmung erwartet werden. Ein überaus einleuchtendes Beispiel für diesen Tatbestand läßt sich der Arbeit von ANKER entnehmen. Er fand, daß IES auch bei alten, nicht mehr wachstumsfähigen Avenakoleoptilen noch eine Atmungssteigerung hervorruft. Es dürfte zur Zeit schwer fallen dafür eine andere Deutung zu finden als die, daß die IES-bedingten Stoffumsetzungen in der Membran zwar ablaufen, aber bei den bereits mit einer Sekundärwand versehenen Zellen nicht mehr zu der für eine Streckung notwendigen Plastizitätserhöhung führen. Es sei darauf hingewiesen, daß sich die Befunde von ANKER in unserem Laboratorium ohne weiteres reproduzieren ließen. Eine ganz analoge Erklärung findet auch das Verhalten der IES-bedingten Wachstums- und Atmungsförderung in Gegenwart von Mannit (Tabelle 2). In diesem Fall wird die Saugkraft der Zelle durch die Erhöhung des osmotischen Wertes der Außenlösung teilweise kompensiert und damit die Streckungsgeschwindigkeit vermindert; dennoch laufen die IES-induzierten Stoff-

wechselwirkungen, wie der O_2-Verbrauch zeigt, nahezu unbehindert weiter. Erst recht massive Eingriffe in das osmotische System der Zelle ziehen dann auch die Stoffumsetzungen in Mitleidenschaft. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch der zeitliche Verlauf der Mannithemmung (Abb. 8 u. 10b). Während das Wachstum sofort und schon durch die schwächste Konzentration gehemmt wird, reagiert die Atmung der Erwartung entsprechend erst auf höhere Mannitdosen und zu einem späteren Zeitpunkt.

Das Energiedefizit der IES-bedingten Stoffumsetzung ist zu Beginn der Streckung, zu dem Zeitpunkt also, in dem die Wachstumsgeschwindigkeit ihren maximalen Wert erreicht (Abb. 5b), sehr viel geringer als in den späteren Stadien. Dies geht eindeutig aus dem relativ langsamen Anstieg der Atmung hervor (Abb. 5a). Auch die Tatsache, daß Glucose zunächst keinerlei Substratwirkung, sondern nur eine osmotische Hemmung verursacht und erst spät eine Wachstumsförderung bewirkt, spricht dafür, daß in den ersten Stunden der IES-Einwirkung die Abbauvorgänge überwiegen, während die Synthesen erst später in den Vordergrund treten. Diese Abbauprozesse lassen sich wiederum sehr gut in Beziehung zu den Plastizitätsveränderungen der Wand setzen, die wohl als typische Wuchsstoffwirkung gelten können (vgl. Söding).

Die Tatsache, daß mit dem Wachstum der Zelle ein Umbau der Wand verbunden ist, wurde von verschiedensten Autoren mit sehr unterschiedlicher Methodik festgestellt. Am bekanntesten sind wohl die Arbeiten von Frey-Wyssling u. Stecher und Mühlethaler, die den Umbau des Cellulosegerüstes der Zellwand sich streckender Zellen unmittelbar an Hand elektronenmikroskopischer Aufnahmen demonstrieren konnten. Entsprechende Befunde wurden auch von Scott u. Hamner (1955) mitgeteilt. Den Einfluß von IES auf die Stoffumlagerungen in der Wand zeigten Boroughs u. Bonner (1953). Sie fütterten Avenakoleoptilen mit markierter Glucose und markiertem Acetat und verfolgten den Einbau des C^{14} in die einzelnen Bestandteile der Wand. Dabei ergab sich, daß während der nur dreistündigen Versuche der Einbau in die nicht celluloseartigen Polysaccharide erheblich beschleunigt wird, während die Geschwindigkeit des Einbaus bei den Hemicellulosen und den Pektinen etwas absank. Der Einbau von C^{14} in die Cellulose wurde durch IES nur dann gefördert, wenn den Zylindern markierte Glucose zur Verfügung stand. Zu prinzipiell ähnlichen Ergebnissen kamen Wilson u. Skoog bei langfristigen Versuchen mit in vitro kultiviertem Markgewebe des Tabaks. Wenn auch diese bis zu drei Wochen dauernden Versuche wegen des in dieser Zeit stattfindenden starken Plasmawachstums (Trockengewichtszunahme auf das sechsfache) nicht unmittelbar mit denen von Boroughs u. Bonner vergleichbar sind, so zeigten sie doch den starken Einfluß von IES auf den Stoff-

wechsel der Polysaccharide der Wand. WILSON u. SKOOG verfolgten die Veränderungen des Gehalts an löslichen Uroniden und den Aufbau von Pektinen, die parallel mit der starken Volumzunahme unter Wuchsstoffeinfluß auftreten. Es zeigte sich, daß in den ersten Tagen des Versuchs der Gehalt an löslichen Uroniden bei den mit IES behandelten Proben unter denjenigen der Kontrollen absinkt, während gleichzeitig die Menge an Pektin erheblich zunimmt. Im weiteren Verlauf setzt dann im Zuge des allgemeinen Substanzzuwachses eine beträchtliche Synthese von Uroniden und damit von Pektin ein. Derartige Veränderungen des Pektinstoffwechsels wurden auch bei den Stücken beobachtet, die keine Volumzunahme zeigten. Es kann also kein Zweifel bestehen, daß hier eine IES-gesteuerte Pektinsynthese vorliegt, die WILSON u. SKOOG für eine „integral part of auxin-induced growth of cell walls" halten. In sehr guter Übereinstimmung damit fanden KANDLER (1953a) und KANDLER u. VIEREGG, daß bei in vitro kultivierten Maiswurzeln durch IES eine erhebliche Verbesserung des synthetischen Wirkungsgrades unter deutlicher Bevorzugung der Kohlenhydratsynthese gegenüber dem Stickstoffeinbau bewirkt wird. Dabei ist zu beachten, daß IES bei Maiswurzeln nie eine Wachstumsförderung, sondern stets eine Hemmung des Längenwachstums hervorruft. Man kann also sagen, daß die Beschleunigung des Polysaccharidstoffwechsels eine viel typischere Wuchsstoffwirkung darstellt als die Förderung der Volumzunahme, da die letztere durchaus einmal ausbleiben kann ohne damit die erstere zu behindern.

Zusammenfassung.

1. An Koleoptilzylindern von *Avena sativa* wurde die Kinetik der IES-bedingten Wachstums- und Atmungsförderung mit und ohne Zusatz von Glucose sowie unter Einwirkung verschiedener Mannitkonzentrationen untersucht. Außerdem wurde die oxydative Assimilation von Glucose und deren Beeinflussung durch IES gemessen.

2. Der Vergleich der Atmungs- und Wachstumskinetik zeigt, daß die Atmungsförderung erst dann voll in Erscheinung tritt, wenn die Wachstumsgeschwindigkeit, die ihr Maximum schon in der ersten Stunde erreicht, wieder abklingt.

3. Ebensowenig wie bei der Zeitabhängigkeit, ergibt sich für die Abhängigkeit von der IES-Konzentration eine Parallelität zwischen Atmung und Streckungswachstum.

4. Glucose führt ohne IES zu einer leichten Förderung des Wachstums und der Atmung. Mit IES wird das Wachstum in den ersten Stunden leicht gehemmt, nach der 4. Stunde tritt dagegen eine deutliche Förderung auf. Der Charakter der Atmungskinetik verändert sich bei Glucosezusatz nicht. Es sind nur alle Werte um 14—20% erhöht.

5. Mannit verursacht eine mit steigender Konzentration zunehmende Wachstumshemmung, die bei $3 \cdot 10^{-2}$ m in den ersten Stunden derjenigen einer äquimolaren Glucoselösung entspricht. Ohne IES wird die Atmung durch Mannit überhaupt nicht beeinflußt. Auch die Steigerung der Atmung durch IES bleibt selbst bei Mannitkonzentrationen, die das Wachstum schon zu 50% hemmen, nahezu unverändert und erst die sehr hohe Konzentration von $2 \cdot 10^{-2}$ m bewirkt eine etwa 30%ige Atmungshemmung.

6. Berechnet man aus der Glucoseaufnahme und dem Sauerstoffverbrauch den synthetischen Wirkungsgrad (eingebaute/veratmete Glucose), so ergibt sich für den Fall, daß man die endogene Atmung von der Gesamtatmung in Abzug bringt, ein Wert von 12—13. Zusatz von IES (10^{-5} m) erniedrigt diesen Wert auf 6,7, und wenn man durch entsprechende Berechnung den Wirkungsgrad der IES-bedingten Atmung ermittelt, so findet man einen Wert, der gegen Null geht. Dies bedeutet, daß die durch IES verursachte Atmungssteigerung in den ersten Stunden der Streckung nicht mit oxydativer Assimilation verbunden ist.

7. Im Anschluß an diese Befunde wird die Vorstellung vertreten, daß IES primär einen Umbau der Wandsubstanz bewirkt, der zu einer Plastizitätserhöhung führt und damit eine Streckung der Zelle mit Hilfe osmotischer Kräfte gestattet. Mit der nachfolgenden Neusynthese von Wandmaterial wird dann der neue Zustand fixiert. Die Atmungssteigerung wird als Folgeerscheinung des vermehrten Energiebedarfes beim Um- und Neubau des Wandmaterials gewertet.

Literatur.

Anker, L.: The effect of indole acetic acid and other growth promoting substances on the endogenous respiration of the Avena coleoptile. Acta bot. neerl. **2**, 22 (1953). — Bennet-Clark, T. A., and N. P. Kefford: The extention growth-time relationship of Avena coleoptile sections. J. of exper. Bot. **5**, 293 (1954). — Bentley, J. A., and S. Housley: Growth of Avena coleoptile sections in solutions of 3-indolyle acetic acid and 3-indolyle nitril. Plant Physiol. **6**, 480 (1953). — Berger, J., and G. S. Avery: Action of synthetic auxins and inhibitors on dehydrogenases of the Avena coleoptile. Amer. J. Bot. **30**, 297 (1943). — Bonner, J., R. S. Bandurski and A. Millerd: Linkage of respiration to auxin-induced water uptake. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 511 (1953). — Boroughs, H., and J. Bonner: Effects of indoleacetic acid on metabolic pathways. Arch. of Biochem. a. Biophysics **46**, 279 (1953). — Brauner, L., u. M. Hasman: Weitere Untersuchungen über den Wirkungsmechanismus des Heteroauxins bei der Wasseraufnahme von Pflanzenparenchymen. Protoplasma (Wien) **41**, 302 (1952). — Bünning, E.: Entwicklungs -und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1953. — Burström, H.: Growth and water absorption of Helianthus tuber tissue. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 685 (1953). — Studies on growth and metabolism of roots. X. Investigations of the calcium effect. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 332 (1954a). — Studies on growth and metabolism of roots. XI. The influence of auxin and coumarin derivatives on the cell wall. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 548 (1954b). — Busse, M.: Über die Wirkungen von ß-Indolylessigsäure

auf den Stoffwechsel von Avenakoleoptilen. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, (31) (1954). — Commoner, B., and K. V. Thimann: On the relation between growth and respiration in the Avena coleoptile. J. gen. Physiol. **24**, 279 (1941). — Dickens, P.: Die manometrische Methode. In Methoden der Fermentforschung von Bamann und Myrbäck. Leipzig 1941. — French, R. C., and H. Beevers: Respiratory and growth responses induced by growth regulators and allied compounds. Amer. J. Bot. **40**, 660 (1953). — Frey-Wyssling, A., u. H. Stecher: Das Flächenwachstum pflanzlicher Zellwände. Experientia (Basel) **7**, 420 (1951). — Folin, O., and H. Wu: A system of blood analysis. I. A simplified and improved method for determination of sugar. J. of biol. Chem. **41**, 367 (1920). — Hackett, D. P., and K. V. Thimann: The nature of the auxin-induced water uptake by potato tissue. II. The relation between respiration and water absorption. Amer. J. Bot. **40**, 183 (1953). — Kandler, O.: Untersuchungen über die Wirkung von 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure, α-Naphthylessigsäure, Natriumfluorid und Vitamin B_1 auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln. Planta (Berl.) **42**, 304 (1953a). — Über den „Synthetischen Wirkungsgrad" in vitro kultivierter Embryonen, Wurzeln und Sprosse. Z. f. Naturforsch. **8b**, 109 (1953b). — Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt und Photosynthese II. Gesteigerter Glucoseeinbau im Licht als Indikator einer Lichtphosphorylierung. Z. f. Naturforsch. **9b**, 625 (1954). — Kandler, Otto, u. Antonie Viereck: Über den Einfluß von ß-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel in vitro kultivierter Maiswurzeln und Spargelsprosse. Planta (Berl.) **41**, 613 (1953). — Lode, W.: Graphisches Verfahren zum Ausgleich wiederholter Messungen. Z. VDI **90**, 89 (1948). — McRae, H. D., R. J. Forster and J. Bonner: Kinetics of auxin interaction. Plant Physiol. **28**, 343 (1953). — Mühlethaler, K.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembran in Mais- und Haferkoleoptile. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 614 (1950). — Nance, J. F., and J. B. Perlis: Auxin effects on the utilisation of C^{14}-labeled acetat by wheat roots. Science (Lancaster, Pa.) **121**, 104 (1955). — Ordin, L., and J. Bonner: Mechanism of auxin-induced cell elongation. Plant Physiol. **30**, Suppl. 13 (1955). — Pirson, A., A. L. Daniel u. E. W. Becker: Zur Beziehung zwischen endogener Atmung und Glucoseatmung bei Chlorella. Arch. Mikrobiol. **22**, 214 (1955). — Pohl, R.: Ein Beitrag zur Analyse des Streckungswachstums der Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 230 (1949). — Zur Reaktionsweise des Wuchsstoffes bei der Zellstreckung. Z. Bot. **41**, 343 (1953). — Scott, F. M., and K. C. Hamner: Electron mikroskope study of cell wall growth in the root of onion, Allium cepa. Plant Physiol. **30**, Suppl. 12 (1955). — Smith, F. G., W. E. Langeland and E. Stotz: Action of synthetic auxins and inhibitors on the diastase charcoal model system. Plant Physiol. **22**, 300 (1947). — Söding, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952. — Syrett, P. J.: The assimilation of ammonia by nitrogen-starved cells of Chlorella vulgaris. I. The correlation of assimilation with respiration. Ann. of Bot. **17**, 65 (1953). — Thimann, K. V., and W. D. Bonner: Experiments on growth and inhibition of isolated plant parts. II. The action of several enzyme inhibitors on the growth of the Avena coleoptile. Amer. J. Bot. **36**, 214 (1949). — Wilson, C. M., u. F. Skoog: Indoleacetic acid induced changes in uronide fractions and growth of excised tobacco pith tissue. Physiol Plantarum (Copenh.) **7**, 204 (1954).

Dr. Otto Kandler und Dr. Martin Busse,
München 38, Botan. Inst. d. Univ., Menzinger Str. 67.

Planta, Bd. 46, S. 643—648 (1956).

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

ZUR KENNTNIS DER LAGE DES GENS HEL DER OENOTHERA HYBRIDA MUT. HELIX.

Von

PETER CHROMETZKA.

(Eingegangen am 25. November 1955.)

Die durch schneckenförmig eingerollte Blätter und gehemmte Seitenknospen gekennzeichnete, von RENNER (1943, S. 481) aufgefundene Mutante *helix* hat sich nach unseren Untersuchungen (CHROMETZKA 1955) als eine Wuchsstoffmutante erwiesen, bei der der Wuchsstoffumsatz gegenüber der Normalform stark erhöht ist. RENNER (1943, S. 481 und 1953, S. 34) konnte zeigen, daß sich die Mutation auf ein einfach rezessives Gen zurückführen läßt, dem er den Namen *hel* gab; das Normalgen nannte er *Hel* (S. 481) bzw. $+^{hel}$ (1953, S. 34).

Das Gen *hel* liegt ursprünglich vor in „*Z-amphivelutina*" = *velans* · *Z-velans*, wobei *Z-velans* sich von *velans* nur durch die 3 aus *flectens* stammenden Chromosomen 6·10, 7·5 und 8·9 unterscheidet.

Die Lage dieses Gens vermutete RENNER (1953, S. 36) zwischen den Chromosomenenden 5 bis 8, weil die *hookerivelutina*, die neben 5 freien Paaren den Ring 5·6 — 6·7 — 7·8 — 8·5 bildet, aus der *Hel hel*-Form bei Selbstbestäubung nur 6,4% Rezessive abspaltete, die in ihrer geringen Zahl als crossovers angesehen wurden. Ähnlich geringe Häufigkeit der *helix* in F_2-Generationen von *Oe. Lamarckiana (Hel-gaudens* · *hel-velans)*, 5,7% *hel*, sagt nur, daß *hel* nicht in 1·2 liegt; dasselbe Verhalten von *(biennis* × *Z-amphivelutina) albivelutina* (6,5% *helix*) sagt zunächst nichts über die Lokalisation, weil hier alle Chromosomen zu einem 14er-Ring vereinigt sind (vgl. aber unten). Aus *veloblandina Hel hel* spaltete die *helix* in 12% heraus, und aus *Z-amphivelutina Hel hel* im Durchschnitt gar zu 15,6%; „hier könnte man an freie Kombination mit beträchtlichem Rezessivenausfall denken" (RENNER S. 35).

Durch weitere Kreuzungen mußte diese Unklarheit sich beseitigen lassen. Für sämtliche Verbindungen ist zu sagen, daß der *helix*-Charakter sich in der F_1 nie angedeutet hat.

1. *Hookeri* (homozygot) × *Z-amphivelutina helix*. Bei der Verwendung von *Hookeri* als Mutter sind alle Nachkommen schön grün. Neben der *hookeri-Z-velutina* entstand in der F_1 *hookerivelutina*, beide ohne *helix*-Defekte; die Selbstbestäubung der *hookerivelutina* erbrachte 25 *Hel* und 9 *helix*. Dieser Prozentsatz von 26,3% spricht durchaus für freie Rekombination. *Hookeri*, wie sie aus *hookerivelutina* herausspaltet, ist

in der *helix*-Form schon in der Embryogenese oft stark gestört, und in der Familie 2860 von RENNER mit 6,4% *helix* werden wohl die *helix* größtenteils nicht gekeimt haben. Weil ^{h}*Hookeri* und *velans* 5 Chromosomen (1·2, 3·4, 9·10, 11·12, 13·14) gemeinsam haben, ist hier an eine genauere Lokalisation noch nicht zu denken.

2. *Z-amphivelutina Hel Hel* × *Z-amphivelutina helix* und reziprok. Die *Z-amphivelutina* hat 4 freie Paare: 1·2, 3·4, 11·12, 13·14; die restlichen Chromosomen schließt sie zu einem 6er-Ring zusammen. Unsere beiden leider sehr kleinen Familien brachten nicht weniger als 30,3% *helix*, nämlich 13 + 12 = 25 *Hel* und 6 + 5 = 11 *helix*. Damit ist entschieden, daß *hel* in einem der 4 freien Paare: 1·2, 3·4, 11·12, 13·14 liegt und nicht in dem 6er-Ring.

3. *Z-amphivelutina helix* × *blandina* und reziprok. In der F_1 tritt neben der *Z-veloblandina* die *veloblandina* auf, ohne daß sich *helix*-Merkmale zeigen. Selbstbestäubte *veloblandina* erbrachte 30 + 43 + 20 = 93 *Hel* und 5 + 15 + 4 = 24 *helix*, das sind 22,2% *helix*, was wiederum einer 3:1-Spaltung, diesmal mit geringem Rezessivenausfall, entspricht. Die freien Paare enthalten die Chromosomen 1·2, 3·4, 11·12.

4. *Lamarckiana* × *Z-amphivelutina helix* und reziprok. In der F_1 trat neben *Z-Lamarckiana* auch *Lamarckiana* = *Hel-gaudens* · *hel-velans* auf, die, selbstbestäubt, in der F_2 68 + 86 = 154 *Hel* und 4 + 11 = 15 *helix* lieferte, 8,9%, also etwas mehr als RENNER gefunden hat (5,7%). Hier muß Austausch durch crossing-over vorliegen, und weil *Lamarckiana* nur 1·2 als freies Paar besitzt, kommt dieses Chromosom als Träger von *hel* nicht in Betracht. Es bleibt also noch die Entscheidung zwischen 3·4 und 11·12, wobei 3·4 durch den Besitz des Tupfenfaktors *P* in *velans* besonders gut charakterisiert ist.

5. *(Bauri* × *Z-amphivelutina helix) laxivelutina*. Der Eizellenkomplex *laxans* der heterogamen *Oe. Bauri* bildet mit *velans* 6,4,2,2; gemeinsam sind die Chromosomen 1·2 und 5·8, der 4er-Ring enthält die Enden 11 bis 14, das Chromosom 3·4 liegt im 6er-Ring (BAERECKE 1943, S. 61). Die Samen der *laxivelutina* keimten zu einem sehr kleinen Teil, vielleicht weil 5·8 von *velans* einen Letalfaktor trägt und so auch lebensunfähige *laxans* · *velans* entsteht (vgl. BAERECKE 1943). In einer sehr kleinen F_2-Familie trat *helix* zu 7,7% auf, nämlich 12 *Hel* und 1 *helix*, was wie bei *Lamarckiana* auf crossing-over deutet. 11·12 kann mit Hilfe des Dupletts [11·12 + 13·14] ausgetauscht werden, wie wenn es ganz frei wäre. Die geringe Häufigkeit der *helix* spricht dagegen, daß *hel* in 11·12 liegt.

6. *Z-amphivelutina helix* × *suaveolens* und reziprok, *Z-amphivelutina helix* × *lutescens*[1] und reziprok. Von den aufgetretenen Formen: *albi-*

[1] *lutescens* = *flavens* · *flavens*, ohne den Letalfaktor *let* in 5·6, der gegen $+^{let}$ ausgetauscht ist (RENNER 1925 und später).

velutina, *albi-Z-velutina*, *flavivelutina* und *flavi-Z-velutina* wurden die *Z-velutinae* nicht weiter kultiviert; die *albivelutina* erbrachte in einer F_2 so wenig Nachkommen, daß es sich nicht lohnt, über sie zu berichten. Die viererlei *flavivelutinae*, selbstbestäubt, lieferten in 5 Familien $31+45+24+11+30=140$ *Hel* und $8+9+15+7+8=47$ *hel*, das sind 25,6%.

Flavens und *velans* haben die Chromosomen 9·10, 11·12, 13·14 gemein, dazu kommen zwei 4er-Ringe, mit den Enden 1 bis 4 und 5 bis 8. Freier Austausch wäre nicht nur mit Hilfe des Chr. 11·12 möglich, sondern auch mit Hilfe des Ringes, der von *flavens* 1·4 und 2·3, von *velans* 1·2 und 3·4 enthält (Renner 1942, S. 151). Wenn *hel* in 3·4 liegt, müßten die *helix*-Individuen zur Hauptsache *PP* besitzen und statt des einen der beiden 4er-Ringe zwei freie Paare, also im ganzen 5 Paare und einen 4er-Ring bilden. Durch crossing-over könnte in geringerer Zahl auch *Pp-helix* entstehen, und *pp* können, falls nicht crossing-over vorliegt, nicht *helix* sein; in unseren 5 Familien zählten wir 4 *pp-helix* gegenüber 43 *P*, das sind 8,3% crossing-over. (*Lutescens* wurde nicht mit Sicherheit identifiziert.) Weil nicht protokolliert ist, daß die *helix* in der Mehrzahl *PP* waren, ist die Entscheidung zwischen 3·4 und 11·12 noch nicht sicher zu treffen.

7. *(Z-amphivelutina helix* × *Bauri) velutiundata.* Der Pollenkomplex *undans* der *Oe. Bauri* wird in den Embryosäcken nicht aktiv, die Eizellen der *velutiundata* enthalten also alle *velans*. Im Pollen kommt bei Selbstbestäubung nur *undans* in Betracht, weil die *velans*-Homozygoten ausfallen. Die Meiosekonfiguration (vgl. Baerecke S. 63) ist 6,4,2,2; die freien Paare sind 6·7 und 11·12, der 4er-Ring enthält von *velans* 1·2 + 3·4, von *undans* 1·4 + 2·3, wie in der *flavivelutina*. In der F_2 traten nicht weniger als 45,5% *helix* auf, nämlich 27 *hel* auf 32 *Hel*, was auf starke Bevorzugung des *helix*-Elements hindeutet. Die Gonenkonkurrenz kann beim Pollenschlauchwachstum, oder bei der Embryosackbildung, oder in beiden Phasen stattfinden. Von 2 *helix*-Individuen, bei denen die Konfiguration in der Meiose untersucht wurde, zeigte das eine die Konfiguration der F_1, das andere hatte 4 freie Paare. Das Ergebnis spricht nicht eindeutig dafür, daß *hel-Hel* im 4er-Ring liegt.

8. *Z-amphivelutina helix* × *argillicola* und reziprok. Das Genom der homozygotischen *Oe. argillicola*, *dilatans* genannt (die von Mickan 1936 zuerst analysierte Form war heterozygot gewesen, mit den Komplexen *dilatans* und *angustans*), bildet mit *velans* 6,4,2,2. Die freien Paare sind 11·12 und 13·14, der 4er-Ring enthält wieder die Enden 1 bis 4, der 6er-Ring die Enden 5 bis 10 (Mickan S. 7). In unserer F_2 traten $20+19=39$ *Hel* und $5+14=19$ *helix* auf, das sind 30,5%, also wieder ein Überschuß der Rezessiven. Von 3 geprüften *helix*-Individuen hatten 2

die Konfiguration 6, 4 × 2, eines hatte die Bindungsweise der F_1. Hier wird also wahrscheinlich, daß der Austausch von *hel* mit Hilfe des Dupletts [1·2 + 3 P·4] erfolgt, und daß somit *hel* im 3·4-Chromosom von *velans* liegt. In der Pflanze mit 6,4,2,2 muß innerhalb des 4er-Ringes crossing-over in bezug auf *Hel/hel* eingetreten sein.

9. *r-syrticola* × *Z-amphivelutina helix*. a) *rigens · hel-velans*. Die Verbindung *rigens · velans* bildet einen 8er-Ring und 3 freie Paare; diese sind 1·2, 3·4 und 9·10. In der F_2 standen 12 normalen Pflanzen 21 *helix* gegenüber; das sind 62,5%. Zu erwarten wären bei freiem Austausch mit Hilfe des 3·4-Chromosoms 50% helix, aus folgenden Gründen.

Rigens ist polleninaktiv, die Pollenschläuche enthalten also alle *velans*. Aber auch alle *velans*-Pollenkörner, die das 3·4 von *rigens* statt des 3·4 von *velans* erhalten, werden inaktiviert; RENNER (1925, S. 67) nennt das *P* von *velans*, weil es gleichzeitig rotstreifigen Kelch bedingt, *PStr*, das von *rigens Pstr*[1]. Nun ist aber auch die Zahl von 50% in der Häufigkeit der *helix* noch überschritten. Das könnte, falls die Differenz significant ist, damit zusammenhängen, daß *PStr hel-rigens* in den Embryosäcken häufiger aktiv wurde als *Pstr Hel-rigens*; RENNER (1925, S. 141) hat allerdings 65 *str* auf 60 *Str* gefunden. Durch crossing-over kann das Verhältnis kaum verschoben werden, denn den *str* ***hel***-crossovers dürften die *Str* ***Hel*** als Korrelate an Zahl entsprechen.

9b. *rigens · hel Lor Z-velans*. Die (nicht eigens geprüfte) Meiose-Konfiguration muß folgende sein:

rigens:	<	1·2	>	<	3·4	>	<	5·6	10·9	8·14	13·11	12·7	>
Z-velans:	<	1·2	>	<	3·4	>	<	6·10	9·8	14·13	11·12	7·5	>

Die uns hier interessierenden Verhältnisse sind also dieselben wie bei der *rigivelutina*, es sind demnach 50% *helix* zu erwarten. Gefunden wurden 23 *Hel* und 16 *helix*, das sind 43,4%. Die Keimung der Samen war sehr schlecht, daher können mehr *helix* als normale ausgefallen sein.

10. *silesiaca* × *Z-amphivelutina helix*. Die Verbindung des Eizellenkomplexes *subpingens* mit *velans* bildet neben einem 8er-Ring 3 freie Paare, u. z. 3·4, 5·8 und 11·12 (BAERECKE S. 73). Aller aktive Pollen ist *P-velans*, weil *p-velans* (ebenso wie *Pstr-velans* in *rigivelutina*) ausfällt. In den Embryosäcken treten *p-subpingens* und *P-subpingens* auf; *velans* kommt bei Selbstbestäubung nicht zum Zug. Gegenüber der *rigivelutina* liegt ein Vorteil für die Analyse darin, daß *pP* und *PP* an der Kelchfarbe sicher zu unterscheiden sind; die *pP* haben rotbraun gestreiften (BAERECKE Abb. 5), die *PP* haben dunkelrotbraunen Kelch. Theoretisch wären es in der F_2 50% *pP* normal und 50% *PP helix*.

[1] Nach den Darlegungen von HARTE (1948, S. 632) könnte es sich um mehrere gekoppelte Pigmentgene handeln.

Gefunden wurden unter 71 Pflanzen 11 normal *pP* und 60 *helix*, davon 54 *PP*, 6 *pP*. Diese 6 Individuen müssen crossovers gewesen sein, hervorgegangen aus *p* ***hel****-subpingens*, wobei *hel* ohne *P* auf *subpingens* übergegangen war. Setzen wir die 17 *pP* zu den 54 *PP* in Beziehung, so sind es 76,0% *PP*. Die Übernahme von *P* aus *velans* verschafft also dem *subpingens*-Komplex einen beträchtlichen Vorteil vor der ursprünglichen Kombination *p-subpingens*. Bei dem Eizellenkomplex *pingens* der *Oe. atrovirens*, der mit *subpingens* fast identisch ist, hat Renner (1938, S. 118f.) etwas ähnliches festgestellt; es waren, verschiedene Verbindungen zusammengenommen, $5+9+18+12+3=47$ *p* und $19+18+24+13+10=84$ *P*, also 64,1% *P*.

Zu den durch freien Austausch der 3·4-Chromosomen entstehenden 76,0% *helix*-Individuen kommen in unseren Versuchen dann noch 6, die ihre Entstehung einem crossing-over verdanken. Die 6 crossover-*pP* erscheinen neben den 11 noncrossover-*pP* überraschend zahlreich; man könnte daran denken, daß schon das Stück des 3·4-Chromosoms von *velans*, das *hel* enthält, die Chancen des *subpingens*-Komplexes in der Gonenkonkurrenz verbessert. Ob auch selektive Befruchtung eine Rolle spielt, wie sie Schwemmle und seine Schüler (1938 und später) für *Oenothera-Raimannia* (von ihm noch *Eu-Oenothera* genannt) glaubhaft machen konnten, wird für *Oenothera-Onagra* (neuerdings *Eu-Oenothera* genannt) noch zu prüfen sein.

Daß *hel* mit *P* geht, tritt hier ohne weiteres in Erscheinung.

11. *atrovirens* × *Z-amphivelutina helix*. Wie gesagt kann der Eizellenkomplex *pingens* der *Oe. atrovirens* für unsere Betrachtungen als mit *subpingens* identisch gelten; die meiotische Konfiguration der *pictivelutina* ist dieselbe wie die der *subpicta*. Eine F_2 enthielt unter 56 Pflanzen 16 normale und 40 *helix*. Von den normalen waren 15 *Pp*, 1 *PP*, also ein crossover, der in *pingens* wohl das 3 P·4-Chromosom von *velans* übernommen hatte, aber darin $+^{hel}$ von *pingens*; die Häufigkeit des crossing-over beträgt 6,2%. Von den 40 *helix* fielen 37 schon auf dem Keimblattstadium als „blind" aus; die drei geschoßten waren wie zu erwarten *PP*. Wenn wir das crossover-Individuum nicht rechnen, kommen auf 15 normale 40 *helix*, das sind 72,7%.

12. *Oe. (biennis* × *Z-amphivelutina helix) albivelutina*. Von einer F_2 dieser Kombination, die in der Meiose einen 14er-Ring bildet, teilt Renner (1953, S. 35) nur mit, daß unter 31 Pflanzen 2 *helix* auftraten, also 6,5%. Im Protokollheft fand sich aber bei diesen beiden Individuen die Bemerkung: „Kelch dunkelrot". Das sagt, daß sie *PP* waren, was unsere bisherige Ableitung bestätigt. Die Erfahrung gibt weiter darüber Aufschluß, daß *hel* mit *P* im 3-Ende von 3·4 liegt.

Nach der Erfahrung, daß *Lamarckiana helix* nicht *PP* ist und daß in der *flavivelutina* wie in der *subpictivelutina hel* sich von *P* trennen

kann, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß *hel*, wenn im selben Schenkel wie *P*, distal von *P* liegt. An dem Befund bei der *albivelutina* ist aber auffallend, daß die beiden erfaßten crossing-over-Vorgänge ein längeres, noch *P* einbegreifendes Stück des 3·4-Chromosoms betroffen haben.

Zusammenfassung.

Das Gen *hel* wurde aus *velans* in die Komplexe ^{h}*argillicola*, ^{h}*blandina*, *flavens*, *gaudens*, ^{h}*Hookeri*, *laxans*, *pingens*, *rigens*, *subpingens* und *undans* eingekreuzt.

Aus der Häufigkeit der *helix*-Pflanzen in den F_2-Generationen wurde die Lage des Gens im Chromosom 3·4 von *velans*, und zwar im 3-Ende distal von *P*, bestimmt.

Herrn Prof. Dr. O. RENNER danke ich für wertvolle Ratschläge. — Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die Gewährung eines Stipendiums.

Literatur.

BAERECKE, MARIA-LUISE: Zur Genetik und Zytologie von Oenothera ammophila Focke, Bauri Boedijn, Beckeri Renner, parviflora L., rubricaulis Klebahn, silesiaca Renner. Flora (Jena) **138**, 57—92 (1944). — CHROMETZKA, P.: Zur Kenntnis der Morphologie und des Wuchsstoffverhaltens der Oenothera hybrida mut. helix. Z. Vererbungslehre **87**, 267—297 (1955). — HARTE, CORNELIA: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden Oenothera-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 495—640 (1948). — MICKAN, M.: Zur Kenntnis der Oenothera argillicola Mackenzie. Flora (Jena) **130**, 1—20 (1936). — RENNER, O.: Untersuchungen über die faktorielle Konstitution einiger komplexheterozygotischer Oenotheren. Bibl. genetica **9**, 1—168 (1925). — Über Oenothera atrovirens Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren. Z. Vererbungslehre **74**, 91—124 (1938). — Über das crossing-over bei Oenothera. Flora (Jena) **136**, 117—214 (1942). — Zur Kenntnis des Pollenkomplexes flectens der Oenothera atrovirens Sh. et Bartl. Z. Vererbungslehre **81**, 391—483 (1943). — Über Oenothera hybrida mut. helix. Planta(Berl.) **42**, 30—41 (1953). — SCHWEMMLE, J., u. Mitarb.: Genetische und zytologische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Teil I—VI. Z. Vererbungslehre **75**, 358—800 (1938).

Dr. PETER CHROMETZKA, München 38, Menzinger Str. 67.

Planta, Bd. 46, S. 649—671 (1956).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Mainz.

DIE EMBRYOENTWICKLUNG VON STRATIOTES ALOIDES L.*

Von

EVA BAUDE.

Mit 9 Textabbildungen.

(Eingegangen am 29. September 1955.)

Einleitung.

Für die überwiegende Anzahl der bisher untersuchten Monokotylen-Embryonen ist die terminale Stellung des Keimblatts bei seitlicher Anlegung des Sproßvegetationspunktes aus dem mittleren Abschnitt des Embryos charakteristisch. Diese von den Dikotylen mit stets scheitelbürtigem Sproßvegetationspunkt abweichenden Verhältnisse werden derzeit in verschiedener Weise ausgelegt. So handelt es sich nach SOUÈGES (1936) bei der Sproßknospenanlegung der Monokotylen und Dikotylen um einen grundsätzlichen Unterschied, denn er schreibt (S. 49): „L'apparition des cotylédons et le changement de symétrie qui en résulte constituent, en outre, du point de vue de la différenciation organique deux phénomènes importants, qui président à la séparation des formes en deux grands groupes, celui des Monocotylédones et celui des Dicotylédones."

Demgegenüber legt TROLL (1950) dar, daß gemäß der allgemeinen Übereinstimmung der beiden Angiospermenklassen ein grundsätzlicher Unterschied zwischen ihnen nicht bestehe, daß vielmehr der Gestaltung sämtlicher Spermatophyten-Embryonen ein gemeinsamer, sie von den Pteridophyten unterscheidender Bauplan zugrunde liege. Dieser Bauplan sei dadurch gekennzeichnet, daß Sproß- und Wurzelpol sich auf der Längsachse des Embryos gegenüberliegen. Der Embryo der Spermatophyten sei typisch bipolar gebaut, während den unipolaren Keimen der Pteridophyten ein dem Sproßende opponierter Wurzelpol fehle. Die seitliche Verlagerung des Achsenendes beim Monokotylen-Embryo kann demnach nur durch eine starke Förderung des Kotyledos zustande kommen. Dieser eilt der Entwicklung des Sproßvegetationspunktes voraus (vgl. auch SUESSENGUTH, 1921 und GOEBEL, 1933 S. 2053—2054) und verbraucht bei seiner Bildung die Zellen des Embryoscheitels. Demzufolge tritt der Sproßvegetationspunkt relativ spät an der Basis des Keimblatts in Erscheinung und rückt erst im weiteren Verlauf der Embryoentwicklung infolge zunehmender Erstarkung in die terminale Stellung ein.

* D 77.

Falls es sich bei der sog. charakteristischen Terminalität des Monokotylen-Keimblatts nicht, wie SOUÈGES meint, um ein Alternativmerkmal handelt, sondern bloß um das Ergebnis einer „Verschiebung der zeit-räumlichen Proportionen" (HACCIUS, 1952a) im Verlauf der Organanlegung am Embryo, dann wäre zu erwarten, daß innerhalb der Monokotylen die terminale Anlegung des Keimblatts mit der typisch lateralen durch Übergänge verbunden ist. Bekanntlich hat SOLMS-LAUBACH (1878) bei einigen *Commelinaceen* und *Dioscoreaceen* terminale Sproßknospenanlegung beschrieben. Seine Beobachtungen wurden von SUESSENGUTH (1921) bestätigt und erweitert. Da diese Angaben jedoch nur auf der Untersuchung einzelner, relativ weit entwickelter Embryonalstadien beruhen, können sie zunächst nur als Hinweise gewertet werden und bedürfen der Nachuntersuchung. Weiterhin hat CAMPBELL (1897) in einer viel zitierten Abhandlung den Embryo von *Zannichellia palustris* als Beispiel einer Monokotylen beschrieben, bei der Kotyledo und Sproßvegetationspunkt nebeneinander aus dem Endsegment des Embryos entstehen. SOUÈGES (1954) bezweifelt, auf Grund der Abbildungen des Autors, dessen Schlußfolgerungen. Seine Kritik ist nicht überzeugend, doch müssen für eine endgültige Entscheidung neue Untersuchungen abgewartet werden.

In neuerer Zeit hat HACCIUS (1952a) das Problem des Monokotylen-Keimblatts anläßlich einer eingehenden Analyse der Embryoentwicklung von *Ottelia alismoides* wieder zur Diskussion gestellt. Auch hier sind es die Zellen des obersten Embryosegments, aus denen nebeneinander Keimblattprimordium und Sproßknospe gebildet werden. Eine vergleichende Betrachtung der bisher bekannt gewordenen embryologischen Befunde bei den *Helobiae* läßt die Verfasserin vermuten, daß die Fälle nicht-terminaler Entstehung des Kotyledos namentlich bei den massigen und gedrungeneren Formen der *Hydrocharitaceen* und *Potamogetonaceen* weiter verbreitet seien als man bisher annahm. Auch die Ergebnisse von HACCIUS werden von SOUÈGES (1954) in Frage gestellt. So kommt er zu dem Schluß, daß in allen bisher bekannt gewordenen Fällen das Monokotylen-Keimblatt „nécessairement terminal" sei (l. c., S. 19).

Es erscheint daher nicht überflüssig, im folgenden ein weiteres Beispiel nicht-terminaler Kotyledo-Anlegung bei einer Monokotylen zu beschreiben. Es handelt sich um die Hydrocharitacee *Stratiotes aloides* L., deren bereits in frühen Stadien vielzelliger und massiger Embryo nach HACCIUS (1952a) eine etwa gleichzeitige Anlegung von Sproßvegetationspunkt und Kotyledo möglich und damit wahrscheinlich macht.

Material und Methode.

Die zur Untersuchung verwandten Objekte stammten teils aus dem Botanischen Garten in Mainz, teils aus dem Faulen See in Berlin-Spandau. Nach ihrer Fixierung (90 Teile 70% Äthanol, 5 Teile Formalin, 5 Teile Propionsäure) wurden sie in Paraffin eingebettet (Intermedium: Methylbenzoat/Benzol) und in der üblichen Weise geschnitten. Die Färbung erfolgte mit Delafields Hämatoxylin. Die Schnitte wurden mit Hilfe eines Panphotgerätes der Firma Leitz gezeichnet, wobei die Orientierung des Embryos stets so gewählt wurde, daß das spätere Radicularende des Keims nach unten gerichtet ist. Zur Bezeichnung der Segmente in den Abbildungen wurden die von Souèges geprägten Abkürzungen verwandt. Weiterhin bedeuten: *Co* = Kotyledo, *V* = Sproßvegetationspunkt.

Hauptteil.

Samenbau und Keimungsgeschichte von *Stratiotes aloides* wurden von Irmisch (1865) beschrieben (vgl. auch Haccius 1952b). Der reife, bis 9 mm lange, stumpf-spindelförmige Embryo wird von einer harten braunen Samenschale umschlossen, die sich bei der Keimung am mikropylaren Ende öffnet. Am Embryo fällt vor allem die bereits aus zehn und mehr Laubblattprimordien bestehende Plumula auf. Diese sitzt dem Embryo seitlich an, wird also von den stumpfen Rändern des Kotyledos nicht umschlossen, wodurch das Aussehen von dem verwandter Formen, bei denen durch die übereinandergreifenden und die Plumula einschließenden Keimblatträndern eine sog. Keimspalte gebildet wird, in auffälliger Weise abweicht. Das erste Laubblatt ist dem Kotyledo nicht opponiert, sondern divergiert von diesem und dem zweiten Laubblatt um 120°. Auf die beiden ersten Laubblätter folgen alternierende Scheinwirtel von je drei Blättern, eine Stellung, die von Haccius als eine sich ontogenetisch aus Spirodistichie entwickelnde Spirotristichie bezeichnet wird.

Ein medianer Längsschnitt durch den reifen Embryo zeigt unterhalb der Plumula, auf der Seite des Keimblattes, die Anlage der ersten sproßbürtigen Wurzel; von einer Primärwurzel hingegen ist weder im Samen noch während der späteren Entwicklungsstadien etwas festzustellen.

Bei der Keimung streckt sich zunächst das Keimblatt bis zu einer Länge von 2 cm und drückt so den basalen Teil der jungen Pflanze aus der Samenschale heraus. Während sich nun die Plumula entfaltet, bleiben das Keimblatt und die hypokotyle Achse bis zu ihrem Absterben (wenige Monate später) unverändert. Die in ihnen enthaltenen Reservestoffe müssen dem jungen Pflänzchen anfangs als Nahrung dienen, da erst nach einigen Wochen die erste sproßbürtige Wurzel, und zwar am Hypokotyl, zutage tritt. Die zweite geht wie alle übrigen Wurzeln aus dem epikotylen Sproßabschnitt hervor.

I. Samenanlage und Embryosack.

Das unterständige, aber apokarpe (TROLL 1931) Gynoeceum besteht aus sechs, nur durch die becherförmig vertiefte Blütenachse miteinander verbundenen Karpellen. In den Winkeln, welche die frei in das Lumen des Fruchtknotens hineinragenden Teile der Karpellspreiten mit dem dorsalen, in das Achsengewebe eingesenkten Anteil bilden, befinden sich die in einer Reihe angeordneten Samenanlagen. Sie sind aufsteigend anatrop und besitzen eine dorsale Raphe.

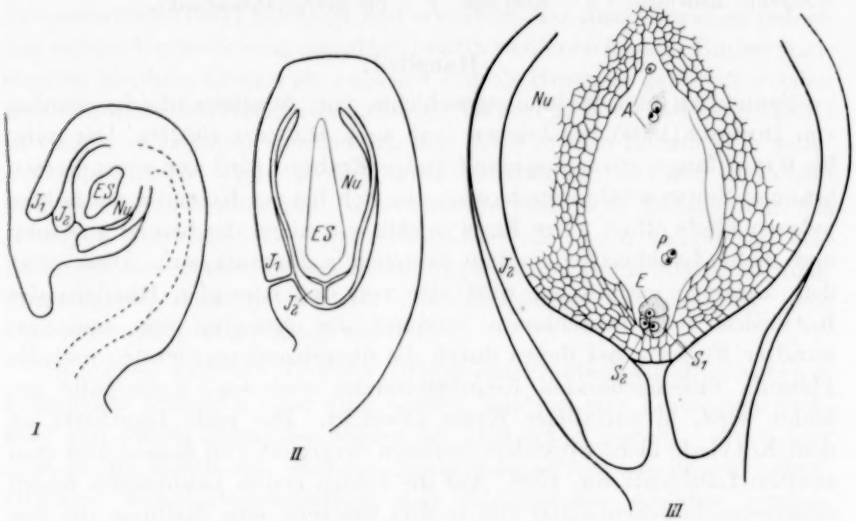


Abb. 1. Samenanlagen verschiedenen Alters. I. Samenanlage mit befruchtungsbereitem Embryosack. II. Samenanlage im Anfang der Embryogenese. III. Teilvergrößerung aus I. *ES* Embryosack; *Nu* Nucellus; I_1 und I_2 Integumente; *A* Antipoden; *P* Polkerne; *E* Eizelle; S_1 und S_2 Synergiden.

Den kräftigen Nucellus umhüllen zwei Integumente, die sich beide an der Bildung der Mikropyle beteiligen. Das äußere (I_1) ist, abgesehen von der Mikropylarregion, auf der dem Funiculus zugewandten Seite mit diesem verschmolzen (Abb. 1 I). Es hat eine Dicke von 10 bis 15 Zell-Lagen. Das innere Integument (I_2) wird in der Regel aus zwei, stellenweise auch aus drei und im Bereich der Mikropyle aus noch mehr Zellschichten gebildet. Auffallend ist, daß sich nach vollzogener Befruchtung als Folge unterschiedlicher Wachstumsverteilung die Integumente gegeneinander verschieben, bis schließlich die Mikropyle des äußeren Integuments (Exostom) nicht mehr an die des inneren (Endostom) anschließt, sondern auf die Ventralseite der Samenanlage gerückt ist (Abb. 1 II).

Im Nucellus, an der Mikropyle durch eine einzige Zellschicht von dessen Epidermis getrennt, liegt der achtkernige Embryosack

(Abb. 1III). Über die Art seiner Entstehung kann nichts ausgesagt werden, da Reste degenerierender Makrosporen nicht mehr aufzufinden waren. Jedoch der Umstand, daß die zwischen Embryosack und Epidermis liegende Zellschicht offensichtlich durch Aufspaltung der letzteren entstanden ist, erlaubt wohl den Schluß, daß die hypodermale Archesporzelle bei *Stratiotes* gleich derjenigen von *Ottelia alismoides* (MURTHY 1935) und der *Alismataceen* (NITZSCHKE 1914, DAHLGREN 1927 und 1934, JOHRI 1935a und b, MAHESHWARI u. SINGH 1943) keine Deckzelle abteilt, sondern direkt zur Embryosackmutterzelle wird.

Im befruchtungsfähigen Embryosack (Abb. 1III) befindet sich am mikropylaren Pol die Eizelle (*E*), von den Zellkörpern der Synergiden (S_1 und S_2) meist taschenartig umschlossen, so wie es MURTHY (1935) auch bei *Ottelia alismoides* beschrieben hat. Dem Eiapparat gegenüber, in einer kleinen, ins Nucellusgewebe eingesenkten Vertiefung des Embryosacks, liegen die drei Antipoden (*A*). Sie sind anfangs von geringer, später von mäßiger Größe und fallen stets durch ihr dichtes Protoplasma und die starke Färbbarkeit ihrer Kerne auf (Abb. 2I). Meistens verschwinden sie etwa zur Zeit der Organdifferenzierung am Embryo.

Die Verschmelzung der beiden Polkerne (*P*) und die Befruchtung konnten nicht beobachtet werden.

Der Embryosack vergrößert sich frühzeitig durch schnelle Histolyse des ihn unmittelbar umgebenden Nucellusgewebes (*Nu*). Dabei geht bemerkenswerterweise auch seine eigene Zellwand zugrunde, und er wird von nun an durch noch unversehrte Zellen des Nucellus bzw. restliche Wandelemente der aufgelösten Zellen begrenzt. Der Vorgang verläuft also genau so, wie es DRUDE (1877) bei den Palmen feststellte, und wie es SCHNARF (1929 S. 129—130) für alle stark wachsenden Embryosäcke, mithin für die meisten Angiospermen annimmt. Die mikropylare Region des Embryosacks bleibt von der raschen Erweiterung ausgeschlossen. Gleicherweise widerstehen die Antipoden und die sie umgebenden Nucelluszellen zunächst der Auflösung. Diese Erscheinung legt die Vermutung nahe, daß bei *Stratiotes* die Antipoden zusammen mit der später zu erwähnenden, sich direkt an sie anschließenden chalazalen Endospermzelle (vgl. S. 655) im Dienste der Nährstoffleitung stehen. Nach der Degeneration der Antipoden schwindet der Nucellus fast vollständig und macht so dem heranwachsenden Embryo Platz.

Von den beiden Synergiden geht nach der Befruchtung gewöhnlich nur eine zugrunde; die andere persistiert, so wie es auch für andere *Hydrocharitaceen* (*Elodea canadensis*, WYLIE 1904; *Ottelia alismoides*, MURTHY 1935; *Vallisneria spiralis*, WITMER 1937) und einige *Alisma-*

taceen (*Limnophyton obtusifolium*, JOHRI 1935a; *Sagittaria graminea*, JOHRI 1936) beschrieben wurde. Die persistierende Synergide liegt als relativ große flache Zelle im mikropylaren Ende des Embryosacks, von der hypertrophierenden Basalzelle (*BZ*) des Embryos durch eine leicht nach oben gewölbte Wand getrennt (Abb. 4II). Bemerkenswert ist ihre gelegentlich zu beobachtende Aufteilung in 2—7 Zellen (*S* in Abb. 2II), doch findet sich Vergleichbares bei *Sagittaria graminea*, wo nach JOHRI (1936) die Synergiden zu Embryonen heranwachsen können.

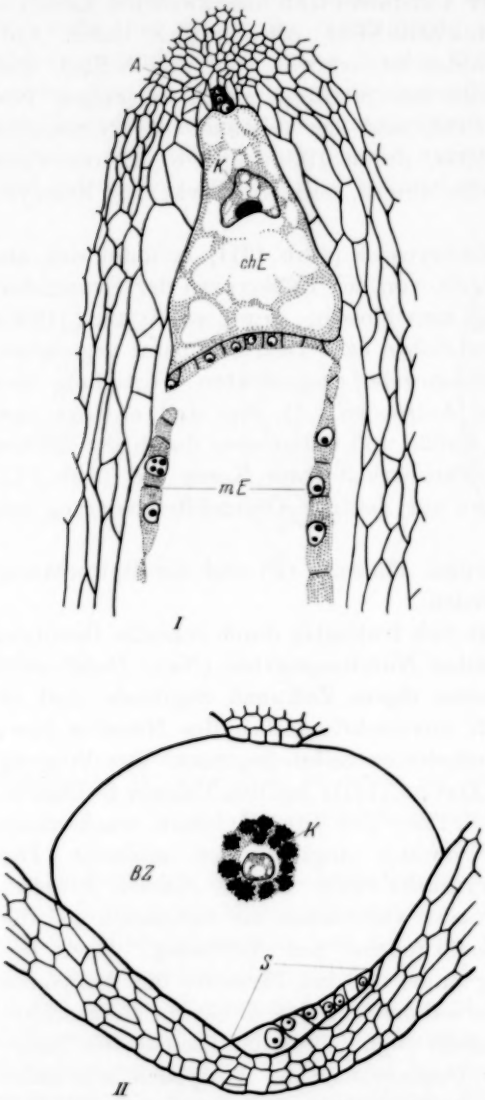


Abb. 2. Chalazaler (*I*) und mikropylarer (*II*) Abschnitt des Embryosacks. *BZ* Basalzelle des Embryos mit degenerierendem Kern; *chE* chalazale Endospermzelle; *mE* mikropylares Endosperm. Bezeichnungen sonst wie in Abb. 1.

II. Endospermentwicklung.

Die Entwicklung des Endosperms erfolgt nach dem helobialen Typus, allerdings in etwas modifizierter Form. Etwa gleichzeitig mit der Zygote teilt sich der sekundäre Endospermkern in zwei Tochterkerne, ohne daß hierbei eine den Embryosack in zwei Endospermkammern teilende Wand gebildet wird. Es herrschen hier demnach die gleichen Verhältnisse wie sie PALM (1915) bei *Ottelia lancifolia* und AFZELIUS (1920) bei einigen Arten der *Aponogetonaceen* feststellten.

Die erste Teilung des sekundären Endospermkerns vollzieht sich im chalazalen Abschnitt des Embryosacks, in dem auch einer der Kerne verbleibt, sich bald mit dichtem, stark färbbarem Protoplasma und

später mit einer Membran umgibt[1]. Die so entstandene Endospermzelle ist anfangs stark gestreckt, erweitert sich aber in der Folge schnell und wächst zu einer hypertrophierenden Zelle mit riesigem Kern heran (*chE* in Abb. 2I). Da sie schließlich das obere Ende des Embryosacks vollkommen ausfüllt, können nun auch eine chalazale (*chE*) und eine mikropylare (*mE*) Endospermkammer unterschieden werden. Meistens zeigt die chalazale Endospermzelle schon zur Zeit der ersten Organdifferenzierung am Embryo deutliche Züge der Degeneration und verschwindet danach ganz.

Der mikropylare Tochterkern des sekundären Endospermkerns unterzieht sich im mittleren Abschnitt des Embryosacks weiteren Teilungen und erzeugt auf diese Weise ein spärliches nucleäres Endosperm, das der Peripherie des Embryosacks und dem jungen Embryo größtenteils nur in einer einzigen Schicht anliegt (Abb. 2I). Nur der mikropylare, die Basis des Embryos umgebende Bereich des Embryosacks ist dichter mit Nährgewebe erfüllt. Die Zellwandbildung im Endosperm erfolgt kurz vor der Keimblattanlegung am Embryo.

III. Embryoentwicklung.

1. Die Entwicklung des Embryos bis zur Organdifferenzierung. *a) Die ersten Teilungsschritte.* Die Embryoentwicklung beginnt mit einer inaequalen Querteilung der Zygote in eine größere basale Zelle *cb* und eine kleinere apikale *ca* (Abb. 3I). Allein aus der letzteren geht der eigentliche Embryo hervor. Die größere teilt sich in der Folge nicht mehr, sondern wächst zu der riesigen, alle Helobiae kennzeichnenden Suspensorzelle (*BZ*) heran. Dabei erreicht ihr Kern, dem Volumen der Zelle entsprechend, eine außerordentliche Größe. Dieser riesigen Basalzelle schreibt man wohl mit Recht eine den Embryo ernährende Rolle, eine Haustorialfunktion zu. Sie geht schließlich mit zunehmender Reife des Embryos zugrunde, ist aber selbst im Samen noch wahrzunehmen.

Die obere Zelle *ca* teilt sich im 2. Teilungsschritt ebenfalls quer und erzeugt so die Zellen *cc* und *cd* (Abb. 3II), von denen sich die untere in der Regel nochmals durch eine Querwand in die Zellen *m* und *ci* teilt, so daß der Proembryo jetzt aus einer Reihe von drei übereinanderliegenden Zellen besteht (Abb. 3III), die Basalzelle (*cb*) nicht mehr mit einbegriffen. Daraufhin kommt es in der terminalen Zelle *cc* beim 4. Teilungsschritt stets zur ersten Längsteilung (Tetradenstadium).

[1] Eine Vermehrung des chalazalen Endospermkerns in zwei oder drei Kerne wie bei *Ottelia alismoides* (Murthy 1935), *Sagittaria guayanensis*, *S. latifolia* (Johri 1935b) und *Limnophyton obtusifolium* (Johri 1935a) wurde nur ausnahmsweise festgestellt.

der sich eine zweite in der darunterliegenden Zelle unmittelbar anschließt (Abb. 3IV). Bis zum fünfzelligen Stadium nimmt die Teilungsfolge einen verhältnismäßig geregelten Verlauf; Abb. 3VI zeigt jedoch, daß Ausnahmen von der Regel durchaus bestehen, indem die erste Längswand schon im zweizelligen Embryo auftreten kann. Auch andere Abweichungen in der Teilungsfolge sind häufig zu beobachten. Da aber die betreffenden Embryonen oft deutliche Degenerationsmerkmale aufweisen, darf man wohl annehmen, daß bei *Stratiotes* im

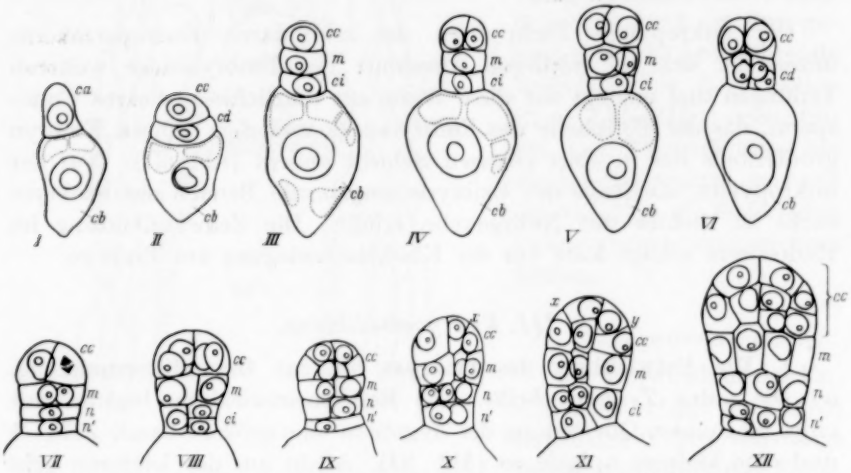


Abb. 3. Frühe Entwicklungsstadien des Embryos. Von VII an ist die Basalzelle (*cb*) der Übersichtlichkeit wegen weggelassen worden.

lebensfähigen Embryo der Teilungsablauf anfangs nur begrenzt variieren kann. Doch zeigen die nun auf das 4-Zellenstadium folgenden Entwicklungsschritte, daß sich auch beim normalen Embryo die Teilungsvorgänge keinesfalls auf nur einen Teilungsweg beschränken. Schon beim 6. Teilungsschritt werden von den verschiedenen sich bietenden Teilungsmöglichkeiten in der Regel zwei realisiert und zwar beide mit gleicher Häufigkeit, so daß weder der eine noch der andere Teilungsweg als Ausnahme anzusprechen ist: Es kann in der unteren Zelle *ci* entweder eine horizontale Wand gebildet werden (Abb. 3VII) oder eine vertikale (Abb. 3VIII und XI). Im ersten Fall resultiert sofort ein vier Stockwerke umfassender Embryo, im letzteren erreicht der Embryo erst nach der später erfolgenden, fast nie synchron verlaufenden Querteilung der beiden aus *ci* hervorgegangenen Elemente ein 4-Etagen-Stadium. Unabhängig von der Teilungsrichtung in *ci* kommt es jedoch beim 7. Teilungsschritt stets zur Quadrantenbildung im obersten Stockwerk *cc*, und zwar durch die Errichtung zweier senkrecht zur ersten stehender Längswände (Abb. 3VIII). Da von nun

an die Zellteilungen in den einzelnen Etagen oft gleichzeitig erfolgen, muß die Aufteilung jedes einzelnen Segments gesondert dargestellt werden.

b) Das Segment cc. Im obersten Stockwerk *cc* werden bei der ersten Teilung eines jeden Quadranten nur selten Querwände, wie sie SOUÈGES (1931) für *Sagittaria sagittifolia* beschrieben hat, beobachtet, d. h. es wird kein Oktantenstadium, das dem von *Sagittaria* vergleichbar wäre, gebildet. *Stratiotes* zeigt vielmehr in der Ausgestaltung des Terminalsegments Ähnlichkeit mit *Ottelia alismoides* (HACCIUS 1952a). Die erste in einem Quadranten stattfindende Teilung führt meistens zur Errichtung einer etwas schräg gestellten Längswand (*x* in Abb. 3X). Die größere, der Achse des Embryos zunächst gelegene der so entstandenen Zellen teilt sich weiterhin vertikal und horizontal, derart, daß innerhalb jedes Quadranten eine zentrale Zelle und ein Mantel aus drei peripheren Zellen entsteht (Abb. 3XI und XII), der aber nicht, wie man denken könnte, mit dem späteren Dermatogen identisch ist. Wie bei *Ottelia* und ganz im Gegensatz zu *Sagittaria*, wo das Dermatogen schon durch die ersten, stets periklinalen Teilungen in den Oktanten des Embryos ausgesondert wird, differenziert es sich bei *Stratiotes* relativ spät. Während der weiteren Entwicklung der Quadranten wechseln in den zentralen Zellen horizontale und vertikale, in den peripheren perikline und antikline Teilungen ab. So erhalten die Quadranten allmählich eine zusammenhängende, sie bedeckende Mantelschicht, in der aber für längere Zeit noch weitere Periklinalteilungen zu beobachten sind (Abb. 4II und III).

In selteneren Fällen wird die Aufteilung eines Quadranten auch durch die Errichtung einer Periklinalwand (Abb. 3IX) oder durch eine Querteilung (y in Abb. 3XI) eingeleitet.

Es muß noch ergänzt werden, daß die Teilungen in den Quadranten des Embryos nicht immer synchron verlaufen. Auch in der Art, wie sie ihre erste Zellwand bilden, stimmen sie nicht immer überein, was zur Folge hat, daß bei einem Embryo oft mehr als nur eine Aufteilungsmöglichkeit verwirklicht ist.

c) Die Teilungen im Segment m. Im zweiten Stockwerk entstehen, genau so wie im ersten, durch Errichtung vertikaler Wände vier nebeneinanderliegende Zellen, in denen zunächst nur Längsteilungen auftreten (Abb. 3X—XII). Die erste in einer der vier Zellen gebildete Wand steht meistens mehr oder weniger senkrecht auf einer der gekreuzten Innenwände des Segments. Von den beiden entstandenen Zellen teilt sich nun die größere, der Embryoachse zunächst gelegene, periklin, so daß jetzt eine innere und zwei periphere Zellen vorliegen. Danach gewinnt das Segment durch weitere Längsteilungen an Breite und wird bald durch später hinzukommende Querteilungen zwei-

schichtig (Abb. 4I—III). Dem Endsegment hierin gleich, verlaufen auch die Teilungen in den vier Zellen der Etage *m* nicht synchron.

d) Die Teilungen im Segment ci. Wie schon erwähnt, kann die erste Teilung in der Zelle *ci* entweder längs oder quer verlaufen. Verläuft sie quer, so resultieren zwei übereinanderliegende Zellen, *n* und *n'*,

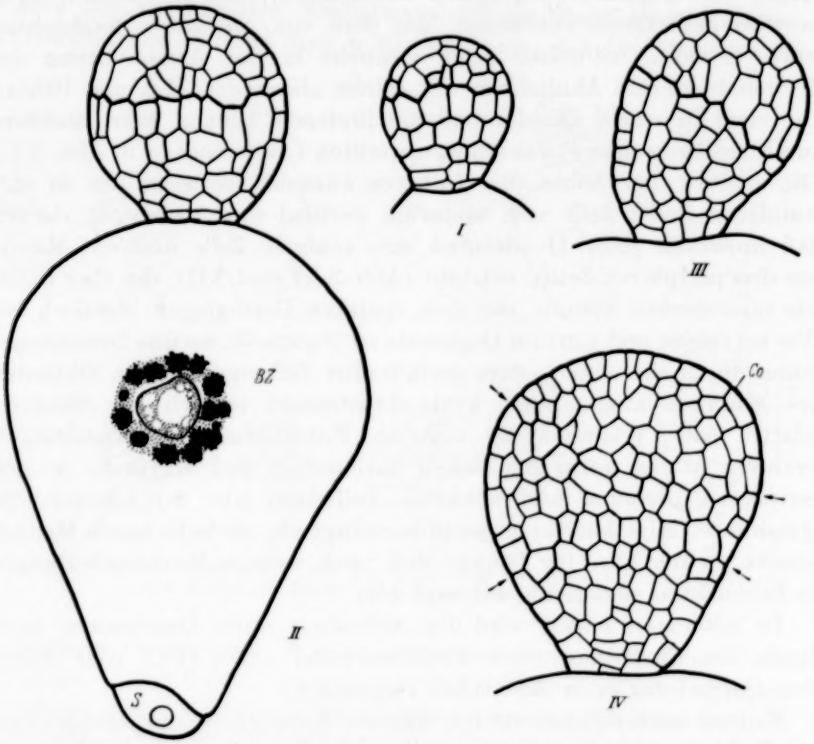


Abb. 4. Mittlere, der Organdifferenzierung voraufgehende Stadien der Embryogenese. II zeigt auch die inzwischen mächtig herangewachsene Basalzelle, in deren unterem Ende sich eine persistierende Synergide vorfindet. Die Pfeile in IV geben die Höhe der beiden oberen Segmentgrenzen an.

die der dritten und vierten Etage des heranwachsenden Embryos entsprechen (Abb. 3VII, IX, X und XII). Die Aufteilung des Segments *n* ist derjenigen von *m* ganz ähnlich: Durch die Bildung von zwei gekreuzten Längswänden entstehen vier nebeneinanderliegende Zellen, die sich anfangs nur längs teilen, so wie es für die Etage m geschildert wurde. Anschließend wird das Segment durch Querteilung seiner Zellen ebenfalls zweischichtig.

Die Teilungsfolge im Segment *n'* unterscheidet sich von derjenigen in *m* und *n* durch das frühe Einsetzen von Querteilungen (Abb. 3XII). Zwar werden in *n'* wie auch in den anderen Segmenten zunächst zwei

sich kreuzende Längswände und damit vier Zellen gebildet; aber schon dann teilt sich das eine oder andere der vier Elemente quer, so daß schließlich zwei Zell-Lagen resultieren. Aus der untersten, den Embryo mit der Basalzelle *(BZ)* verbindenden Zellschicht entstehen etwa 12 nebeneinanderliegende Zellen, die sich später fast ausschließlich horizontal teilen, aber auf Grund ihrer Teilungsträgheit nur wenig zum weiteren Wachstum des Embryos beitragen. Sie heben sich übrigens durch ihr dunkler gefärbtes Protoplasma für längere Zeit von den Zellen der darüberliegenden Etagen ab (Abb. 5).

Wird die Aufteilung der Zelle *ci* mit einer Längsteilung eingeleitet (Abb. 3 VIII und XI), so findet eine Sonderung in die Segmente *n* und *n'* erst durch die daran anschließenden Querteilungen in beiden aus *ci* hervorgegangenen Zellen statt. Dabei eilt meistens die eine der anderen in der Entwicklung voraus. Im allgemeinen wird das gleiche Resultat erzielt wie in den durch direkte Querteilung der Zelle *ci* entstandenen Segmenten *n* und *n'*.

e) Die Variabilität in der Teilungsfolge. Vor der Darstellung der weiteren Entwicklungsvorgänge sei auf die oben angedeutete Variabilität in der Zellteilungsfolge näher eingegangen, durch die sich *Stratiotes* genau so wie *Ottelia alismoides* (Haccius 1952a) von *Sagittaria sagittifolia* (Souèges 1931) unterscheidet. Wir sahen 1. daß die erste im Embryo gebildete Längswand fast immer in der Endzelle des dreizelligen, gelegentlich aber auch schon in der des zweizelligen Proembryos errichtet wird, 2. daß die Teilungsrichtung in der Zelle *ci* (der untersten des dreizelligen Embryos) variiert, wobei in der gleichen Anzahl von Fällen horizontale und vertikale Zellwände gebildet werden; und schließlich fanden wir 3. bei der Aufteilung der vier Quadranten des Endsegments drei Möglichkeiten realisiert, wenn auch in unterschiedlicher Häufigkeit.

Es ist zwar naheliegend, in solchen Fällen, in denen eine Aufteilungsmöglichkeit über die anderen dominiert, von Regel- bzw. Ausnahmefällen zu sprechen, um damit einen Begriff von der relativen Häufigkeit der Aufteilungsmöglichkeiten zu geben; keinesfalls aber darf die Entwicklung eines Embryos, wenn sie nach einem seltener auftretenden Modus erfolgt, von vornherein als abnorm bezeichnet werden. Wie wenig gerechtfertigt ein solches Vorgehen wäre, wird deutlich, wenn zwei Teilungsmöglichkeiten gleich häufig vertreten sind, wie beispielsweise bei der Aufteilung des Segmentes *ci* bei *Stratiotes*. Die Variabilität der Teilungsfolge während der Embryogenese ist also ein Merkmal, das bei den einzelnen Arten offenbar in verschieden hohem Grade ausgeprägt ist.

2. Die Organanlegung am Embryo. Der ganze Embryo ist jetz von annähernd kugelförmiger, zumindest aber radiär-symmetrische

Gestalt und sitzt der Basalzelle vermittels der unteren, aus n' hervorgegangenen Zellschicht von etwa 12 Zellen an (Abb. 4II und IV).

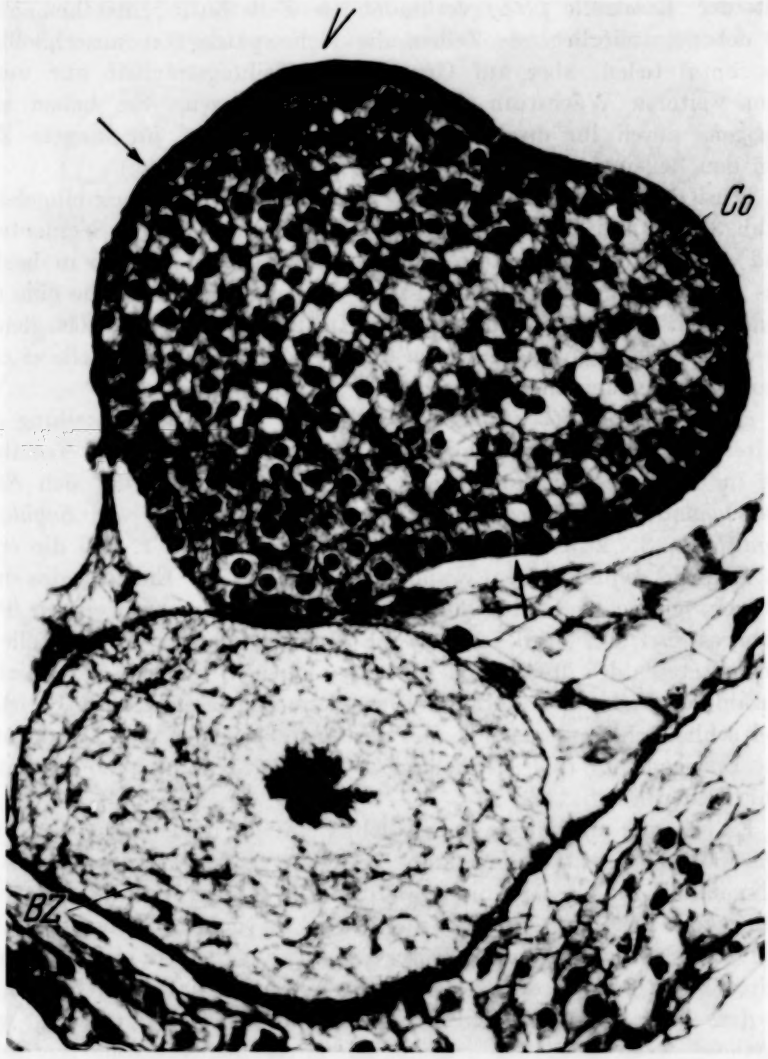


Abb. 5. Differenzierungsstadium. Die Pfeile bezeichnen den ansteigenden Verlauf der obersten Segmentgrenze. (Phot. Dr. HARTL).

Seine Proportionen verändern sich aber schon während der folgenden Entwicklungsschritte, bedingt durch unterschiedliche Wachstumsvorgänge in seinem obersten Segment. Dort läßt sich beim äußerlich noch undifferenzierten, birnenförmigen Embryo eine seitlich gelegene

Zone gleichmäßig sich periklin und antiklin teilender Zellen erkennen (Abb. 4IV, *Co,*) aus deren weiterer, schließlich ganz regelloser Tätigkeit beim etwas älteren Keim die weit ausladende Vorwölbung der jungen Keimblattanlage resultiert (Abb. 5). Das zunächst ganz zur Seite gerichtete Wachstum des Kotyledos beruht auf einer ausschließlich antiklinalen Vermehrung weniger der Scheitelregion des Embryos entstammender subdermatogener Zellen, verbunden mit einer entsprechenden Erweiterung der darunterliegenden Schichten und des Dermatogens. Schon während seiner frühen Entwicklung verdickt sich das Keimblattprimordium auf der Dorsalseite durch fortschreitende Periklinalteilungen im Subdermatogen, die sich basalwärts auch auf die Zellen des Mittelsegments ausdehnen. Nach einer Periode ungeregelter Teilungstätigkeit wächst der Kotyledo schnell heran, wobei er sich in die Wachstumsrichtung des Hypokotyls einstellt. Während dieser Phase beruht sein starkes Wachstum auf fortgesetzten Zellteilungen in seinen peripheren Schichten, vor allem aber auf der Streckung und antiklinalen Teilung der Zellen seines „Insertionsbereichs", so daß die von dort abgegebenen Zellen auf einem medianen Längsschnitt als Glieder parallel verlaufender und in das Keimblatt einziehender Zellreihen wahrzunehmen sind (Abb. 7I und II).

Die den Symmetriewechsel des Embryos und die Anlegung des Kotyledos bewirkenden Vorgänge führen auch die Differenzierung des Sproßvegetationspunktes herbei. Diese weicht nun allerdings in bemerkenswerter Weise von der für die meisten Monokotylen geltenden Regel ab. Es erscheint nämlich hier der Sproßpol in frühem Stadium als eine dem Wurzelpol des Embryos diametral entgegengsetzte Aufwölbung aus kleinen plasmareichen Zellen (Abb. 5), die teils aus einer antiklinalen Erweiterung einer dem ursprünglichen Scheitelbereich entstammenden Zellmasse, teils aus der seitlich daran anschließenden, der Kotyledoanlage gegenüberliegenden Partie des Terminalsegments hervorgegangen sind. Dieser zuletzt genannte Bezirk zeichnet sich schon vor der Symmetrieänderung des Embryos durch gehäuftes Auftreten antiklinaler Teilungen in der äußeren Zellschicht aus (Abb. 4IV). Demnach werden bei *Stratiotes* der Sproßvegetationspunkt und der Kotyledo gleichzeitig und nebeneinander aus den Zellen des Terminalsegments ausdifferenziert. Bereits bei seiner morphologisch-anatomischen Individualisierung nimmt der Sproßpol eine terminale Stellung ein, d. h. er liegt dem Wurzelpol auf der Längsachse des Embryos gegenüber, während sich das Keimblattprimordium als eine eindeutig laterale Bildung darstellt.

Bald nach seiner Anlegung wächst der Sproßvegetationspunkt durch Teilung und Streckung der Zellen seines inneren Bereiches, begleitet von antiklinalen Teilungen der äußeren Zell-Lage, heran. Seine sich so

vollziehende Erstarkung, die die Bildung eines kräftigen Vegetationskegels zur Folge hat, führt die terminale Stellung der Sproßknospe noch deutlicher vor Augen (Abb. 6, 7I—III).

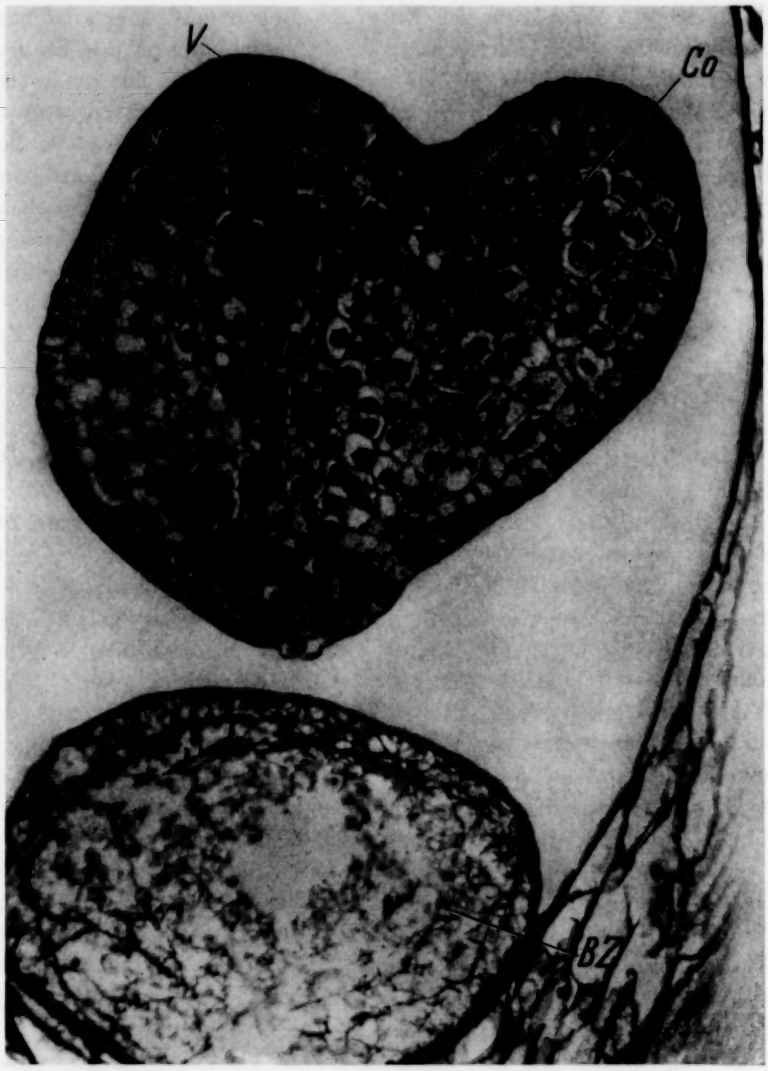


Abb. 6. Embryo kurz nach der Differenzierung (Phot. Dr. HARTL).

Mitbestimmend für die Stellung des Sproßvegetationspunktes ist noch ein weiterer, in den mittleren Stockwerken lokalisierter Wachstumsprozeß. Es handelt sich dabei um eine von der Achse zur Peripherie hin zunehmende Vermehrung der Zell-Lagen in den Etagen *m*

und *n* auf der dem Kotyledo entgegengesetzten Seite des Embryos. Der angedeutete Verlauf der obersten Segmentgrenze in den Abb. 4IV und 5 bringt die einseitige Erhöhung der mittleren Etagen klar zum Ausdruck.

Es wurden auch Keime beobachtet, bei denen die schräge Lage der obersten Segmentgrenze nicht auf ungleich starker Teilungstätigkeit der Zellen der mittleren Segmente, sondern auf asymmetrischem Wachstum der untersten Etage beruht (Abb. 4III). Wahrscheinlich haben wir es dabei mit einem Fall ursprünglicher Längsteilung der Zelle *ci*, also

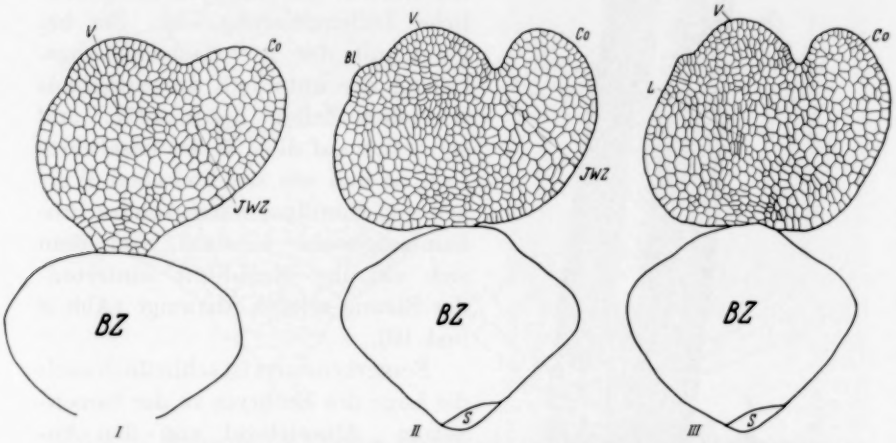


Abb. 7. Embryonen kurz nach der Differenzierung; II und III sind aus der Schnittserie eines Embryos. *IWZ* interkalare Wachstumszone; *Bl* Anlage des ersten Laubblattes; *L* Initialen des Leitgewebes.

des untersten Segments des drei Etagen umfassenden Embryos und einer divergierenden Entwicklung der beiden nebeneinanderliegenden Tochterzellen zu tun. Unterscheiden sich auch beide Entwicklungswege durch den verschieden frühen Übergang von radiärer zu dorsiventraler Symmetrie, so führen sie doch zum gleichen Ergebnis: Hier wie dort nimmt zur Zeit der Organdifferenzierung die oberste Segmentgrenze, die das Terminalsegment von der Etage *m* trennt, einen ansteigenden Verlauf.

Das Hypokotyl geht aus den drei unteren Embryosegmenten *m*, *n* und *n'* hervor. Entgegen den Verhältnissen bei Monokotylen mit lateraler Sproßknospenanlegung nimmt das gesamte Zellmaterial der Etage *m* am Aufbau des Hypokotyls teil.

Die gewebliche Differenzierung des Embryos wird durch die Bildung des Dermatogens eingeleitet. Diese ist im Bereich des Sproßvegetationspunktes schon vor dessen äußerlich sichtbaren Anlegung und wenig später im basalen Teil des Embryos abgeschlossen. An der Spitze und der Außenseite des Kotyledos hingegen werden noch längere Zeit

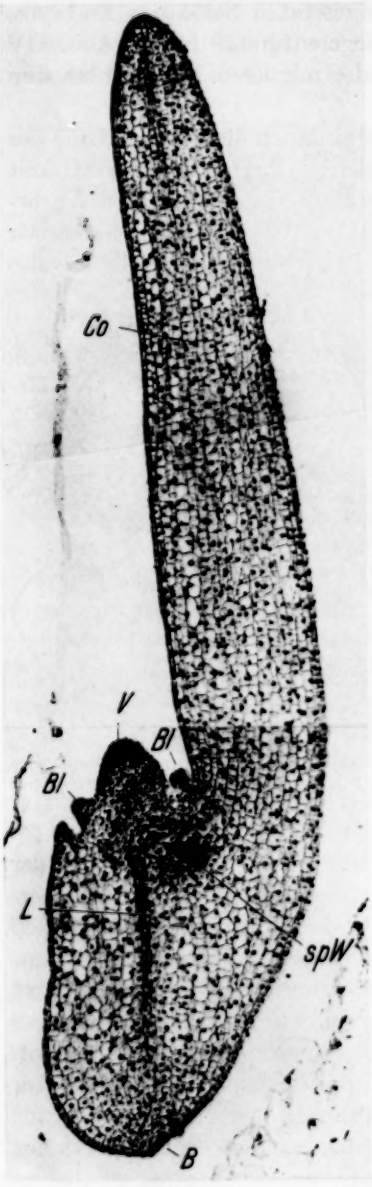


Abb. 8. Differenzierter Embryo mittleren Alters. *Bl* Laubblattprimordien; *spW* Anlage der ersten sproßbürtigen Wurzel; *B* ehemalige Verbindungsstelle mit der Basalzelle; *L* Initialen des Leitgewebes. (Phot. Dr. HARTL).

hindurch, wenn auch schließlich nur noch vereinzelt, perikline Aufspaltungen der äußeren Zellschicht angetroffen. Die Sonderung des Dermatogens ist also bei *Stratiotes* ein zeitlich sehr in die Länge gezogener Vorgang.

Nach der Aufwölbung des Sproßvegetationskegels setzt auch im axialen Bereich des Embryos die gewebliche Differenzierung ein. Sie beginnt mit der mehrfachen Längsteilung der unterhalb des Sproßpols liegenden Zellen (Abb. 7 III) und setzt sich auf diese Weise basalwärts fort, so daß ein sich zwischen Wurzel- und Sproßpol erstreckendes Prokambialgewebe entsteht, von dem sich ein ins Keimblatt eintretender Strang seitlich abzweigt (Abb. 8 und 10).

Bemerkenswert ist schließlich auch die Lage des Embryos in der Samenanlage. Abweichend von den Angaben SUESSENGUTHS (1921, S. 36), derzufolge bei den *Helobiae* „die Hauptsymmetrieebene des Embryos mit der durch Ovulum und Funiculus gelegten zusammenfällt", wurde festgestellt, daß bei *Stratiotes* die Symmetrieebenen von Samenanlage und Embryo jeden nur möglichen Winkel miteinander bilden, wenn auch diejenigen geringerer Divergenz bevorzugt auftreten.

3. Die Entwicklung des Embryos nach der Organanlegung. *a) Achse und Keimblatt.* Die folgenden, an die Organdifferenzierung und die Erstarkung des Sproßvegetationspunktes anschließenden Stadien der Embryoentwicklung sind charakterisiert

durch starke Zellvermehrung im Kotyledo und im Vegetationskegel. Während das Keimblatt nach anfänglicher Verbreiterung durch gleichzeitig erfolgende Streckung schnell zu einem langen zugespitzten Organ heranwächst (Abb. 8), bringt der Sproßvegetationskegel nach und nach eine beträchtliche Anzahl von Laubblattanlagen hervor, von denen die beiden ältesten eine Länge erreichen, die beim reifen Embryo nur wenig hinter der des Kotyledos zurücksteht. Abb. 7 II zeigt die Anlage des ersten Laubblattprimordiums, dessen Bildung mit der Streckung und Teilung subdermatogener Zellen des Vegetationskegels beginnt. Schon während

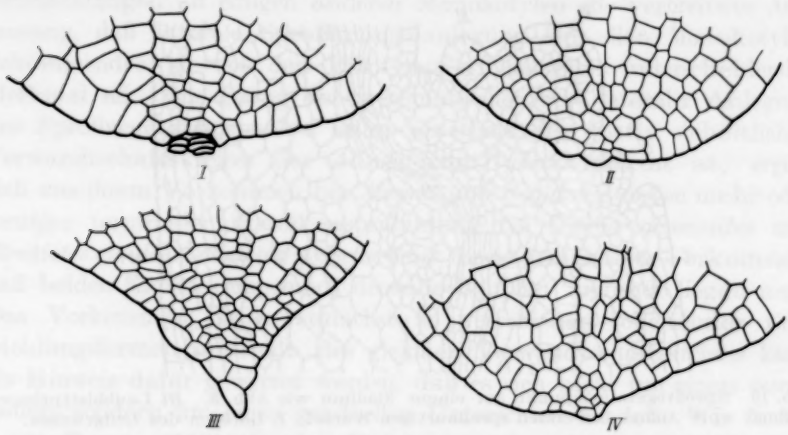


Abb. 9. Wurzelpol des Embryos in fortgeschrittenen Stadien der Entwicklung.

der Embryogenese entstehen in den Achseln des Kotyledos und der Laubblätter die für die *Hydrocharitaceen* typischen Intravaginalschuppen. Genau so wie Keimblatt und Sproßknospe erfährt das Hypokotyl eine kräftige Ausbildung.

b) Die Wurzelanlegung. Die für viele Monokotylen charakteristische Reduktion der Primärwurzel tritt uns bei *Stratiotes* in extremer Ausprägung entgegen. Weder der reife Embryo noch das auskeimende Pflänzchen lassen auch nur die geringste Spur einer Radicula erkennen (vgl. auch Irmisch 1865), desgleichen zeigt der sich entwickelnde Keim nichts, was eindeutig als Anlage einer Primärwurzel gedeutet werden könnte. Am unteren Ende des Embryos, der einzigen Stelle, an der mit Rücksicht auf den Verlauf des Procambialstrangs und auf die Lage der Radicula bei verwandten Familien die Primärwurzel gesucht werden kann, ist weder ein Bildungszentrum der Histogene, noch die Anlage einer Wurzelhaube wahrzunehmen. Nach der Trennung des Embryos von der Basalzelle nehmen die an der Abbruchstelle gelegenen Zellen an seiner weiteren Ausgestaltung nicht mehr teil, d. h. sie gehen

zugrunde, so daß am basalen Pol des reifen Keimlings meist Reste kollabierter Zellen angetroffen werden (Abb. 9I). Auffallend ist, daß diese Zellen nicht sofort nach der Trennung obliterieren. Sie wölben sich zunächst papillenartig vor (Abb. 9II und IV) und zeigen manchmal eine geringe, ausnahmsweise sogar eine sehr kräftige, allerdings ganz ungeregelte Vermehrung (Abb. 9III). Erwähnt sei außerdem eine gelegentlich zu beobachtende periklinale Zellwandbildung in einer oder in mehreren Zellen des Dermatogens an der Basis des halbreifen Embryos (Abb. 9IV). Es handelt sich hierbei anscheinend um eine

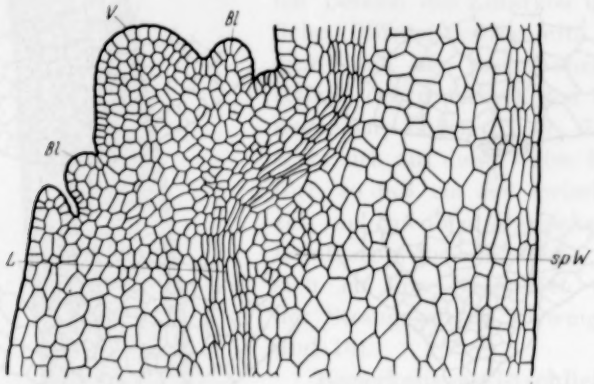


Abb. 10 Sproßvegetationspunkt auf einem Stadium wie Abb. 8. *Bl* Laubblattprimordium; *spW* Anlage der ersten sproßbürtigen Wurzel; *L* Initialen des Leitgewebes.

echte Dermatogenaufspaltung, denn die Zellteilungen zeigen sich nur relativ spät, nämlich zu einem Zeitpunkt, in welchem auch im Kotyledo die Individualisierung des Dermatogens im wesentlichen abgeschlossen ist.

Die Entstehung der sproßbürtigen Wurzeln aus der gestauchten Rosettenachse von *Stratiotes* beschreibt ECKARDT (1941) im Rahmen einer Untersuchung über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen. Danach ist ihr Bildungsort ein zwischen Zentralzylinder und Rinde liegender sog. primärer Meristemmantel, genauer gesagt dessen innere, als Kambium tätige Zone, deren Zellvermehrung, sofern sie nach innen gerichtet ist, eine Verbreiterung des Zentralzylinders, in jedem Fall aber eine Verdickung der Achse bewirkt.

Die Anlegung der ersten sproßbürtigen (hypokotylen) Wurzel entspricht im wesentlichen den Verhältnissen wie sie ECKARDT für den oberen Sproßabschnitt geschildert hat. Ein zunächst abweichendes Bild ergibt sich einzig dadurch, daß im Hypokotyl die sproßbürtige Wurzel etwas früher als der primäre Meristemmantel, also scheinbar rindenbürtig angelegt wird, und zwar neben dem axialen Prokambialstrang, unterhalb seiner ins Keimblatt einziehenden Verzweigung (Abb. 10).

Der Längsschnitt durch die sproßbürtige Wurzel eines reifen Embryos zeigt deutlich die Histogene und ihre Bildungszentren. Von einer die ganze Anlage umschließenden Wurzeltasche ist hingegen nichts zu bemerken.

Schlußbetrachtung.

Die in vorliegender Untersuchung für *Stratiotes aloides* nachgewiesene Bildung des Sproßvegetationspunktes aus Zellen des embryonalen Terminalsegments widerlegt zusammen mit den eingangs genannten Beobachtungen an einigen anderen Monokotylen die verbreitete Auffassung, daß laterale Sproßknospenanlegung ein allen Monokotylen zukommendes, sie von den Dikotylen grundsätzlich unterscheidendes Merkmal sei. Wie gering der systematische Wert lateraler Anlegung des Sproßvegetationspunkts selbst innerhalb des relativ einheitlichen Verwandtschaftskreises der *Alismataceae-Hydrocharitaceae* ist, ergibt sich aus ihrem Vorkommen bei *Alisma* und *Sagittaria* neben mehr oder weniger terminaler Sproßknospenbildung bei *Ottelia alismoides* und *Stratiotes aloides*. Zugleich aber beweist dieses gemeinsame Vorkommen, daß beiden Entwicklungsmodi derselbe Bauplan zugrunde liegen muß. Das Vorkommen beider zunächst so verschieden scheinender Entwicklungsformen innerhalb des gleichen Verwandtschaftskreises kann als Hinweis dafür gewertet werden, daß es sich nicht um einen essentiellen, sondern um einen graduellen Unterschied handelt. Wir finden somit Troll's (1950) in der Einleitung näher besprochene Theorie, derzufolge sämtliche Spermatophyten-Embryonen einem gemeinsamen Typus angehören, bestätigt. Darüber hinaus erweist sich die Vermutung (Haccius 1952a) als richtig, daß eine gleichzeitig mit der Keimblattanlegung erfolgende, also relativ frühe Bildung des Sproßvegetationspunktes beim Monokotylenembryo eine Verschiebung der räumlichen Proportionen bedingt, derart, daß der Sproßpol bereits bei seiner Entstehung eine mehr terminale, das Keimblatt hingegen eine mehr laterale Stellung einnimmt. Es entstehen somit Verhältnisse, wie sie dikotyle Embryonen auszeichnen.

Wie an früherer Stelle gezeigt wurde, ist bei *Stratiotes* ein, wenn auch nur mittelbar an der Organanlegung beteiligter Wachstumsprozeß anzutreffen, der mit nichts in der Entwicklung des Dikotylen-Embryos zu vergleichen ist. Es handelt sich dabei um eine einseitige, von der Achse zur Peripherie hin zunehmende Vermehrung der Zell-Lagen in den Etagen *m* und *n* auf der dem Keimblatt entgegengesetzten Seite des Embryos, die eine einseitige Erhöhung der mittleren Etagen bedingt und dadurch mitbestimmend ist für die terminale Stellung des Sproßvegetationspunktes. Gerade diese von denen der Dikotylen-Embryonen abweichenden Wachstumsvorgänge, die eine für Monokotylen-Ver-

hältnisse ungewöhnlich frühzeitige Terminalstellung des Sproßvegetationspunktes bewirken, zeigen mit besonderer Deutlichkeit, daß die typische Bipolarität des Embryos tatsächlich ein beherrschendes, der Keimblattanzahl und den Wachstumsprozessen übergeordnetes Prinzip ist.

Eine einseitige Vermehrung der Zellen des subterminalen Segments auf der dem Kotyledo entgegengesetzten Seite des Embryos wurde von SOUÈGES (1954) bei *Potamogeton natans* festgestellt. Im Gegensatz zu *Stratiotes* soll aber hier aus der einseitigen Erhöhung bzw. „Ausbauchung" der Etage *m* der Sproßvegetationspunkt hervorgehen, der demnach eindeutig lateralen Ursprungs sei.

Sich auf diese seine Deutung des *Potamogeton*-Embryos berufend, bestreitet SOUÈGES auch die Ergebnisse von HACCIUS bezüglich *Ottelia alismoides*. Er bezieht sich dabei auf die Abbildung eines sich differenzierenden Embryos, bei dem eine angeblich extrem starke Erhöhung des subterminalen Segments und demzufolge ein relativ steiler Verlauf der obersten Segmentgrenze nicht erkannt worden sei. Seiner Ansicht nach wäre die von ihm gezogene Basalgrenze des Terminalsegments zugleich der Insertionsbereich des Kotyledos. Damit wäre nicht nur der laterale Ursprung des Sproßvegetationspunkts bewiesen, sondern auch die seitliche Stellung des Keimblatts erklärt, die durch den Teilungsmodus im Keimblattprimordium nach Meinung des Verfassers nicht verursacht worden sein könne. Dieser Einwand ist sicher nicht stichhaltig, da bei *Ottelia* wie bei den Dikotylen (vgl. insbesondere STEFFEN, 1952) das anfänglich zur Seite gerichtete Wachstum des Keimblatts ganz ohne Zweifel in erster Linie auf Teilungsprozessen im kotyledonaren Anteil des Terminalsegments beruht.

SOUÈGES setzt die Achse der Kotyledonaranlage mit der ursprünglichen Längsachse des noch undifferenzierten Embryos gleich. Er übersieht dabei jedoch, daß die in Wachstumsrichtung verlaufenden Zellreihen der Scheitelregion des Keimblattprimordiums erst durch jüngste, auch das Dermatogen einbeziehende Periklinalteilungen entstanden sind und nicht mit den axialen Zellen des noch undifferenzierten Terminalsegments identisch sein können.

Wollte man bei *Stratiotes aloides* die oberste Segmentgrenze — entsprechend dem Vorgehen von SOUÈGES bei *Ottelia alismoides* — am Grunde der Keimblattanlage suchen, so könnte die gleichmäßige Anordnung der Zellen im Bereich der Kotyledonarbasis auf einem unmittelbar an die Organdifferenzierung anschließenden Stadium (Abb. 71) als Hinweis auf eine ehemalige Segmentgrenze mißverstanden werden. Es handelt sich jedoch bei diesem Bezirk gleichmäßig angeordneter Zellen nicht um die Basis des Terminalsegments, sondern um eine interkalare Wachstumszone, die nach einer Periode ungeregelter Zell-

teilungen am Grunde des Keimblattprimordiums gebildet wurde. Jüngere Embryonen lassen den genannten Bereich sämtlich vermissen (Abb. 5).

Der Annahme, daß allein das Keimblattprimordium aus dem Terminalsegment hervorgehe, widersprechen im Falle von *Stratiotes* aber vor allem auch die nahezu gleichen Ausmaße, die sowohl die Keimblattanlage beim differenzierten Embryo als auch das Terminalsegment des undifferenzierten Embryos an ihrer Basis aufweisen. So zählt man an der Basis des Terminalsegments beim undifferenzierten Keim auf dem Längsschnitt Abb. 4IV etwa 13 nebeneinanderliegende Zellen und an der Basis des Keimblattprimordiums in den Abb. 5 und 6, 7I und II 12—15 Zellen. Die geschilderten Verhältnisse wurden bei allen untersuchten Embryonen gleichen Stadiums angetroffen[1]. Das Keimblatt kann aus diesem Grunde, da es zudem einen eindeutig neuen Zuwachs erkennen läßt, nicht allein aus dem gesamten Zellmaterial des Terminalsegments des undifferenzierten Embryos hervorgegangen sein, vielmehr hat das Terminalsegment auch dem Sproßvegetationspunkt den Ursprung gegeben.

Zusammenfassung.

Die aufsteigend anatropen Samenanlagen von *Stratiotes aloides* bestehen aus einem kräftigen Nucellus, der von einem meist zweischichtigem inneren und einem 10—15 Zell-Lagen umfassenden äußeren Integument umschlossen wird. Letzteres ist auf der dem Funiculus zugewandten Seite mit diesem verschmolzen.

Der achtkernige Embryosack erweitert sich durch Auflösen des ihn begrenzenden Nucellusgewebes, wobei seine eigene Wand gleichfalls zugrunde geht.

Die Endospermentwicklung entspricht dem helobialen Typus. Nach der ersten Teilung des sekundären Endospermkerns wird keine Zellwand gebildet. Während der eine Tochterkern im mikropylaren Abschnitt des Embryosacks ein spärliches, wandständiges Endosperm erzeugt, verbleibt der andere im chalazalen Abschnitt, umgibt sich mit Plasma und wächst heran. Eine Kammerung des Embryosacks kommt erst später zustande durch die sich allmählich vergrößernde, schließlich den ganzen chalazalen Abschnitt des Embryosacks ausfüllende chalazale Endospermzelle.

Aus der Querteilung der Zygote entstehen zwei Zellen, von denen die untere zu der für alle Helobiae typischen hypertrophierenden Basalzelle wird. Die obere Zelle liefert den eigentlichen Embryo.

[1] Eine Zählung der Zellen auf Längsschnitten verschiedener Embryonen übereinstimmender Entwicklungsstadien führten stets zu ganz ähnlichen Ergebnissen, auch wenn die absolute Größe der Keime zuweilen erheblich variiert.

Die erste Längsteilung tritt fast stets in der Endzelle des dreizelligen Proembryos auf (die Basalzelle nicht mitgerechnet).

Die Aufteilung der Quadranten des Endsegments beginnt im allgemeinen mit der Errichtung von Längswänden, seltener mit Periklinal- oder Querteilungen. *Stratiotes* stimmt hierin weitgehend mit *Ottelia alismoides* überein, unterscheidet sich aber von *Sagittaria*, für die die Bildung eines Oktantenstadiums durch Querteilung aller vier Quadranten charakteristisch ist.

Der Embryo umfaßt nicht mehr als vier Stockwerke und sitzt der Basalzelle mit breiter Basis auf; ein sekundärer Suspensor wird nicht ausgebildet.

Nach einer längeren Periode radiär-symmetrischen Wachstums vollzieht sich die äußere Differenzierung des Embryos. Abweichend von den für die meisten Monokotylen geschilderten Verhältnissen entstehen Sproßvegetationspunkt und Keimblatt nebeneinander aus dem Terminalsegment des Embryos. Für die bereits bei seiner Vorwölbung terminale Stellung des Sproßvegetationspunktes ist unter anderem eine einseitige Vermehrung der Zell-Lagen in den mittleren Etagen auf der dem Kotyledo entgegengesetzten Seite des Embryos bestimmend.

Die Primärwurzel ist völlig ablastiert. Die erste sproßbürtige Wurzel entsteht neben dem axialen Prokambialstrang unterhalb seiner ins Keimblatt eintretenden Abzweigung. Sie ist nur scheinbar rindenbürtig, da sie etwas früher gebildet wird als der sog. primäre Meristemmantel, der allen weiteren sproßbürtigen Wurzeln den Ursprung gibt.

Es hat sich gezeigt, daß die Symmetrieebenen von Samenanlage und Embryo nicht zusammenfallen.

Die vorliegende Arbeit wurde von Frau Doz. Dr. Haccius angeregt und durch guten Rat gefördert. Ich möchte Frau Dr. Haccius dafür an dieser Stelle herzlich danken.

Literatur.

Afzelius, K.: Einige Beobachtungen über die Samenentwicklung der Aponogetonaceen. Sv. bot. Tidskr. **14**, 168 (1920). — Campbell, D. H.: A morphological study of Naias and Zannichellia. Proc. California Acad. Sci. Bot., III. Ser. **1**, 1 (1897). — Dahlgren, K. V. O.: Die Morphologie des Nucellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosen Typen. Jb. wiss. Bot. **67**, 347 (1927). — Die Embryosackentwicklung von Echinodorus macrophyllus und Sagittaria sagittifolia. Planta (Berl.) **21**, 602 (1934). — Drude, O.: Ausgewählte Beispiele zur Erläuterung der Fruchtbildung bei den Palmen. Bot. Ztg **35**, 601 (1877). — Eckardt, Th.: Kritische Untersuchungen über das primäre Dickenwachstum bei Monokotylen, mit Ausblick auf dessen Verhältnis zur sekundären Verdickung. Bot. Archiv **42**, 289 (1941). — Goebel, K.: Organographie der Pflanzen, 3. Aufl. Bd. 3. Jena 1933. — Haccius, B.: Die Embryoentwicklung bei Ottelia alismoides und das Problem des terminalen Monokotylen-Keimblatts. Planta (Berl.) **40**, 443 (1952a). — Über die Blattstellung einiger Hydrocharitaceen-Embryonen. Planta (Berl.) **40**, 333 (1952b). — Irmisch, Th.: Beitrag zur Naturgeschichte des

Stratiotes aloides. Flora (Regensburg) **48**, 81 (1865). — JOHRI, B. M.: Studies in the family Alismaceae. I. Limnophyton obtusifolium MICH. J. Indian Bot. Soc. **14**, 49 (1935a). — Studies in the family Alismaceae. III. Sagittaria guayanensis H.B.K. and Sagittaria latifolia WILLD. Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B **2**, 33 (1935b). — Studies in the family Alismaceae. IV. Alisma plantago L., Alisma plantago-aquatica L. and Sagittaria graminea MICH. Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B **4**, 128 (1936). — MAHESHWARI, P. and B. SINGH: Studies in the family Alismaceae. V. The embryology of Machaerocarpus californicus (TORR.) SMALL. Proc. Nat. Inst. Sci. India **9**, 311 (1943). — MURTHY, N. S. K.: The life-history of Ottelia alismoides PERS. Proc. Indian Acad. Sci., Sect. B **2**, 59 (1935). — NITZSCHKE, J.: Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen, gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien. Beitr. Biol. Pflanz. **12**, 223 (1914). — PALM, B.: Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm 1915. — SCHNARF, K.: Embryologie der Angiospermen. In Handbuch der Pflanzenanatomie, herausgeg. von K. LINSBAUER, II. Abt., Teil 2. Berlin 1929. — SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu: Über monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Ztg **36**, 65 (1878). — SOUÈGES, R.: L'embryon chez le Sagittaria sagittifolia L. Ann. Sci. natur., Bot.; 10. sér., **13**, 353 (1931). — La différenciation. III. La différenciation organique. Paris: Hermann 1936. — L'origine du cône végétatif de la tige et la question de la „terminalité" du cotylédon des Monocotylédones. Ann. Sci. natur., Bot., 11. sér. **15**, 1 (1954). — STEFFEN, K.: Die Embryoentwicklung von Impatiens glanduligera LINDL. Flora **139**, 394 (1952) — SUESSENGUTH, K.: Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monocotylen. Beih. bot. Cbl., II. Abt. **38**, 1 (1921). — TROLL, W.: Beiträge zur Morphologie des Gynoeceums. Über das Gynoeceum der Hydrocharitaceen. Planta (Berl.) **14**, 1 (1931). — Zur Klärung der Polaritätsverhältnisse des Pteridophytenembryos. Abh. math.-natwiss. Kl. Akad. Wiss., Lit. Nr. 10, Mainz 1950. — WITMER, S. W.: Morphology and cytology of Vallisneria spiralis L. Amer. Midld. Naturalist **18**, 309 (1937). — WYLIE, R. B.: The morphology of Elodea canadensis. Bot. Gaz. **37**, 1 (1904).

Dr. EVA BAUDE, Mainz, Botan. Institut der Universität.

Autorenverzeichnis des 46. Bandes.

Barthelmess, A., Über die Analyse von Scheitelmustern. S. 14.

Baude, E., Die Embryoentwicklung von Stratiotes aloides L. S. 649.

Bauer, L., Über vegetative Sporogonbildung bei einer diploiden Sippe von Georgia pellucida. S. 604.

Betz, A., Zur Atmung wachsender Wurzelspitzen. S. 381.

Brosell, H.-J. s. Guttenberg, H. v. und J. Burmeister. S. 179.

Bühnemann, F., Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. IV. Mitteilung. Die Wirkung verschiedener Spektralbereiche auf die Sporulations- und Mitoserhythmik. S. 227.

Burmeister, J. s. Guttenberg, H. v. und H.-J. Brosell. S. 179.

Busse, M., und O. Kandler, Über die Wirkungen der β-Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel von Avenakoleoptilen. S. 619.

Chrometzka, P., Zur Kenntnis der Lage des Gens hel der Oenothera hybrida mut. helix. S. 643.

Döpp, W., Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris Filix-mas* (L.) Schott und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. S. 70.

Doppelbaur, H. s. Poelt, J. S. 467.

Drumm, K., Vergleichende Untersuchung über Etiolement und Pigmentgehalt an chlorophylldefekten und normalen Sprossen von *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*. S. 92.

Ernst, H. s. Kandler, O. S. 46.

Frenzel, B., Einige Bemerkungen zu der CO_2-Bestimmungsmethode nach Ålvik. S. 447.

Freytag, K., Über den Feinbau der Haare einiger *Eriophyes*-Gallen. S. 223

Guttenberg, H. v., J. Burmeister und H.-J. Brosell, Studien über die Entwicklung des Wurzelvegetationspunktes der Dikotyledonen. II. S. 179.

Gutz, H., Zur Analyse der Granula-Fluorochromierung mit Nilblau in den Hyphen von *Mucor racemosus* Fres. S. 481.

Haupt, W., Förderung der Blütenbildung durch Hemmung der vegetativen Entwicklung. S. 403.

Kandler, O., und H. Ernst, Über den Einfluß organischer Säuren auf die Atmung, den Ammoniumeinbau und den Gehalt an freien Aminosäuren von Chlorella. S. 46.

— s. Busse, M. S. 619.

Könemann, B., Über den Stoffwechsel von Brutknospen im Laufe der Nachreife (Untersuchungen an *Dentaria bulbifera*). S. 516.

Kowalewicz, R., Entwicklungsgeschichtliche Studien an normalen und cruciaten Blüten von Epilobium und Oenothera. S. 569.

Libbert, E., Die Hydrolyse des „Korrelationshemmstoffes" zu Auxin. S. 256.

Lyr, H., Vorkommen von Peroxydase bei holzzerstörenden Basidiomyceten. (Vorläufige Mitteilung.) S. 408.

Markgraf, F., Über Laubblatt-Homologien und verwandtschaftliche Zusammenhänge bei Sarraceniales. S. 414.

Mayr, H. H., Zur Photolyse von Indol-3-Essigsäure bei papierchromatographischen Arbeiten. S. 512.

Meyer, H.-J. s. Troll, W. S. 286.

Mohr, H., Die Beeinflussung der Keimung von Farnsporen durch Licht und andere Faktoren. S. 534.

Mühlethaler, K., Die Struktur einiger Pollenmembranen. S. 1.

Poelt, J., und H. Doppelbaur, Über parasitische Flechten. S. 467.

Prell, H., Die Wasserbilanz plasmolysierter Protoplasten. S. 272.

— Die nichtosmotische Harnstoffaufnahme und ihre Beziehung zur Wasserbilanz plasmolysierter Zellen. S. 361.

Ruckenbrod, H., Untersuchungen über den Umsatz der Chlorogensäure in höheren Pflanzen. S. 19.

Schwemmle, J., und R. Simon, Der Samenansatz bei Oenotheren-Kreuzungen. S. 552.

Simon, R. s. Schwemmle, J. S. 552.

Tranquillini, W., Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra*-Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. S. 154.

Troll, W., und H.-J. Meyer, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. S. 286.

Werz, G., Kernphysiologische Untersuchungen an *Acetabularia*. S. 113.